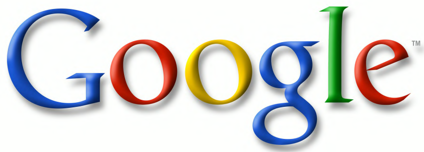
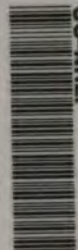




OVER

DE PHYSIOLOGISCHE BETEEKENIS

VAN HET

CEREBELLUM

DOOR

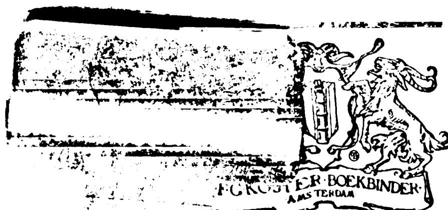
Prof. Dr. LOUIS BOLK.

HAARLEM,
DE ERVEN F. BOHN.
1903.






Ex-libris
Charles Atwood
Kofoid


F·G·KOSTER·BOEKBINDER·
AMSTERDAM


SEAL OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LET THERE BE LIGHT
1868

OVER

DE PHYSIOLOGISCHE BETEEKENIS

VAN HET

CEREBELLUM

DOOR

PROF. DR. LOUIS BOLK.

HAARLEM,
DE ERVEN F. BOHN.
1903.





Aan

mijn Vriend

Dr. C. WINKLER.

Wanneer ik het onderneem eene verhandeling te schrijven over een onderwerp dat buiten de grenzen van mijn officieel wetenschappelijk terrein ligt, dan is dit niet omdat ik begonnen was een deel van een naburig terrein te exploreeren, doch omdat ik, zoekende in eigen terrein, hierin een rijke ader vond, die mij, terwijl ik haar allengs vervolgde, van zelve op het naburig terrein bracht. Gelukkig nu wordt het veld der wetenschap niet stuksgewijze uitgegeven in concessies die op een bepaald oogenblik, als men de grens genaderd is, een verder voortdringen verbieden. Zoo heb ik dan ook zonder schroom bij mijn verder onderzoek de grens van het morphologisch terrein overschreden. En ik deed dit met des te meer vrijmoedigheid omdat een onderzoek naar de physiologische beteekenis van het cerebellum een quaestie is die door den physioloog zelf wel van verschillende zijden kan worden geabordeerd, maar het uitgangspunt voor zulk een onderzoek, onverschillig welken weg hij daarbij zal inslaan, ligt toch ook steeds op het terrein der morphologie. En waar de physioloog, bij zijn eventueel onderzoek uitgaande van een morphologisch standpunt, opzettelijk zoo recht mogelijk op physiologisch terrein aansturt, ben ik bij mijn onderzoek onwillekeurig in die richting geleid. Reeds langer tijd toch maakte de vergelijkende anatomie van het cerebellum der zoogdieren een onderwerp van studie voor mij uit en de hoofdresultaten dezer studie die tevens de basis vormen waarop in deze verhandeling zal worden voortgebouwd, zette ik voor eenigen tijd kortelijks uiteen in de „Neurologische en psychiatrische bladen". Ik heb daarin doen uitkomen, dat het schema, volgens hetwelk de kleine hersenen zijn gebouwd, voor alle zoogdieren hetzelfde is en geheel afwijkt van de daarvan in de systematische en descriptieve anatomie gegeven voorstelling.

Hoogst aantrekkelijk bij deze studie is nu het verschijnsel, dat, hoewel de typische hoofdlijnen in den bouw steeds te herkennen zijn, men toch bij elken vorm in de détails zeer afwisselende afwijkingen aantreft. Nu eens vindt men een onderdeel krachtig ontwikkeld, dat men elders weinig ontwikkeld, ja rudimentair aantreft, dan weer ziet men twee onderdeelen tot één massa samengevloeid die bij een anderen vorm duidelijk gescheiden zijn en elk voor zich een grooten omvang hebben aangenomen. Deze variabiliteit in de ontwikkeling der onderdeelen van het cerebellum veroorzaakt den zoo verschillenden vorm en het zeer uiteenloopend relief van dit orgaan bij de zoogdieren. En bij elke nieuwe variatie, die ik aantrof, kwam telkens de vraag bij mij op, waardoor wordt dan toch deze variabiliteit bepaald, wat is haar oorzaak, of ook wel de misschien gemakkelijker te beantwoorden vraag, kan ik een verband vinden tusschen deze variaties en andere verschijnselen in de samenstelling der dieren. Over het karakter, dat de oplossing dezer vragen hebben zou, bestond bij mij geen twijfel. Nadat ik toch het grondplan in den bouw van het cerebellum herkend had, was het mij duidelijk geworden, dat men den bouw van het cerebellum allééń begrijpen kan van physiologisch standpunt, door n. l. in de schors van de kleine hersenen bepaalde groeicentra aan te nemen; de ligging dezer centra ten opzichte van elkander en de richting van elk hunner in het bijzonder bepalen de hoofdlijnen der constructie van het cerebellum. Maar het spreekt van zelf dat, waar het grondschema een physiologische basis heeft, nu ook het optreden der modificaties niet anders dan langs physiologischen weg zou kunnen worden verklaard. Allengs nu gewerd mij bij de morphologische bewerking van mijn vergelijkend onderzoek meer licht.

Voordat ik er toe overga om de gezichtspunten uiteen te zetten die zich hierbij aan mij voordeden, moge een korte uiteenzetting voorafgaan van hetgeen over de physiologie van het cerebellum tot nu toe bekend is. Wij zullen daarbij stilzwijgend voorbijgaan de speculaties van Gall, die hierop neerkwamen dat het cerebellum de geslachtsdrift zou opwekken, regelen en onderhouden, alleen vermelden dat ook nog in den laatsten tijd Bunge en Möbius een verband tusschen cerebellum en geslachtsfuncties aannemen.

De experimentatoren zijn in 't algemeen tot twee verschillende

opvattingen gekomen. Aanvangende met FLOURENS en BOUILLAUD, en in den jongsten tijd eindigend met THOMAS, is een groote groep van onderzoekers te noemen, die in het cerebellum zien het orgaan waardoor het evenwicht van het lichaam wordt onderhouden. Tot deze groep behooren verder WAGNER, LUSSANA, FERRIER, DUPUY en vele anderen. Elk hunner heeft nu weer in ondergeschikte punten afwijkende opvattingen, al naar gelang de resultaten van zijn onderzoek met die van een ander onderzoeker in strijd kwamen of er mede overeenstemden. Doch in het wezen der zaak is het hoofdbeginsel in hun theorie hetzelfde. Bij laesies van het cerebellum is het samenspel der spieren, noodig om een bepaalden stand te onderhouden, verbroken en treden dus statische stoornissen op. Voorts is de regulatie der veranderingen in den tonischen toestand der afzonderlijke spieren en spiergroepen bij beweging gestoord, er ontstaan dus evenzeer dynamische stoornissen. Het intellect echter blijft volkomen vrij. De wil om een doelmatige beweging uit te voeren bestaat nog, doch de harmonie der contracties van de verschillende spieren, waardoor ten slotte de gewilde beweging als eenheid tot stand komt, is verbroken, de samengestelde beweging is, om het zoo eens uit te drukken, in zijn fragmenten uiteengevallen en het morphologisch substraat van elk fragment ageert voor zich zonder voeling met de andere.

Het cerebellum is dus volgens deze onderzoekers het centrum dat de coördinatie der spieren beheerscht.

LUCIANI neemt een eenigszins ander standpunt in. En in de geheele geschiedenis der physiologie van het cerebellum is zeker naast dat van FLOURENS geen onderzoek te noemen, dat in waarde aan dat van LUCIANI nabij komt. Die waarde ontleent dit onderzoek aan het geduld waarmede het ten uitvoer gelegd is, aan de juistheid der observaties en aan de hoog ontwikkelde techniek van den experimentator. Juist door nauwkeurigheid van de observaties van LUCIANI zal diens onderzoek steeds blijven, naast dat van FLOURENS, het standaardwerk der physiologie van het cerebellum in de 19de eeuw. Of de 20ste eeuw de feiten door LUCIANI geconstateerd niet anders zal interpreteeren, dat zal de toekomst moeten leeren. Wat toch tegen deze onderzoekingen is aan te voeren, is het feit, dat LUCIANI experimenteerde op de basis van de in zijn tijd gangbaar zijnde morphologische indeeling van het cerebellum.

En dat deze een irrationeele is, heb ik in mijn zoo straks geciteerde verhandeling aangetoond.

LUCIANI komt tot het resultaat dat het cerebellum een centraal orgaan is, dat ten opzichte van zijn functie homogeen gebouwd is. Deze laatste uitspraak is in 't bijzonder gekeerd tegen de meening van FERRIER, die, in analogie met hetgeen wij van de groote hersenen weten, in het cerebellum een localisatie der functies aanneemt, omdat hij bij prikkeling van verschillende gebieden van de schors der kleine hersenen nu eens een effect in dit, dan weer in een ander onderdeel van het lichaam zag. Ook NOTHNAGEL neemt in het cerebellum een localisatie der functies aan. LUCIANI onderscheidt voorts twee groepen van verschijnselen die het gevolg zijn der destructie van de kleine hersenen, n. l.: prikkelingsverschijnselen en ablatieverschijnselen. De prikkelingsverschijnselen zijn onmiddellijk na het experiment waarneembaar, het gevolg van de irritatie van het cerebellum bij de operatie; de ablatieverschijnselen zijn die welke het gevolg zijn van het wegvallen van een deel der innerveerende massa. De prikkelingsverschijnselen zijn wanneer b. v. één hemispheer weggenomen is: een kromming van de lichaamsas naar de heterolaterale zijde, tonische extensie in de homolaterale voorste extremiteit, clonische contracties der overige extremiteiten, contractie der halsspieren naar de geopereerde zijde, unilaterale nystagmus en strabismus, manégegang om de niet geopereerde lichaamshelft. Bij een totale exstirpatie ontstaat: lordose voornamelijk van de halswervelkolom, tonische extensie der voorpooten, clonische contracties der achterpooten, dubbelzijdige strabismus, neiging tot achteruitloopen en achterovervallen. Deze prikkelingsverschijnselen verdwijnen langzamerhand, het proefdier leert weer allengs staan, loopen, zwemmen enz. De ablatieverschijnselen daarentegen, veroorzaakt door het defect van het cerebellum, zijn blijvend en LUCIANI onderscheidt deze verschijnselen als asthenische, atonische en astatische verschijnselen. Een hond, wien het geheele cerebellum geëxstirpeerd is en bij wien de prikkelingsverschijnselen langzamerhand verdwenen zijn, tracht weer op zijn pooten te gaan staan, doch valt daarbij nu eens naar deze dan weer naar gene zijde, de kop slaat tegen den grond: heft hij zich op zijn voorpooten op dan zakt hij in de achterpooten door, wil hij eten dan siddert hij over zijn geheele lichaam, de spieren

voelen week aan. Gelukt het het dier eindelijk weer een weinig te gaan loopen, dan vertoont hij den dronkenmansgang.

Dat men hier te doen zoude hebben met stoornissen in de coördinatie ontkent LUCIANI, omdat een hond zonder cerebellum, die nog niet loopen en staan kan, wel kan zwemmen. LUCIANI hecht aan dit feit nog al waarde; als argument tegen de interpretatie der genoemde verschijnselen als coördinatiestoornissen is het echter m. i. weinig steekhoudend. Het lichaamsgewicht van een hond in het water wordt door dit medium gedragen, hij drijft op zijn longen als op een zwemgordel. Gecoördineerde bewegingen om zich boven water te houden behoeven niet uitgevoerd te worden. Een bepaalde contractietoestand van het geheele spierstelsel, die voor staan vereischt worden, of harmonische veranderingen daarin wat voor loopen vereischt wordt, zijn voor 't zwemmen niet noodig. Elke poot kan dus voor zich ageeren. Niet dat hij kan zwemmen, doch dat hij in een rechte lijn kan zwemmen had LUCIANI moeten aantoonen. Het verschijnsel is analoog aan dat 't welk men in de kliniek opmerkt. Een patient met cerebellaire-ataxie kan moeilijk of niet loopen, maar ligt hij te bed, met andere woorden, komt niet het geheele spierstelsel in aanmerking om een stand te onderhouden of bij beweging een nieuw evenwicht te zoeken, dan kan hij toch soms met zijn extremiteiten bepaalde bewegingen zeer juist uitvoeren. Zulke bewegingen worden dan niet zoozeer gecoördineerd van uit het cerebellum, dan wel, bestuurd, met behulp van het gezichtsorgaan, door het cerebrum. Om in het kort te herhalen komt LUCIANI's meening hierop neer, dat de kleine hersenen niet zouden zijn het orgaan waardoor bij staan of bewegen het evenwicht onderhouden en de coördinatie der spierbewegingen beheerscht wordt. Toch gaat er van dit orgaan een invloed uit op het spierstelsel, in de eerste plaats verhoogt het de potentieele energie van het neuro-musculaire apparaat, dit is de sthenische werking, ten tweede verhoogt het de tensie in de spieren gedurende de functioneele pauze, dit is de tonische werking en ten derde versnelt het den rhytmus der elkander opvolgende nerveuse impulsen op het spierstelsel, dit is de statische functie. Ten slotte ziet LUCIANI in het cerebellum een homogeen gebouwd orgaan, elk stuk heeft dezelfde functie als het geheel, een localisatie van functies bestaat niet.

Dit zijn in 't kort de physiologische opvattingen over het cerebellum, die ik in hoofdzaak aan het uitstekend kritisch-historisch overzicht, dat LUCIANI zelf in zijn standaardwerk geeft en aan dat van THOMAS ontleend heb. Voor verdere détails moet ik naar deze beide werken, voornamelijk naar het eerste, verwijzen.

Het komt mij voor dat het verschil tusschen de meeningen van LUCIANI en de eerstgenoemde groep van onderzoekers niet zoo groot is als hij zelf dit heeft willen doen voorkomen. De groote verdienste van LUCIANI is zeker deze dat hij den aard van den invloed dien het cerebellum uitoefent op de contractiele massa van het spierstelsel, 't zij in rust, 't zij in actie, volkomen helder heeft uiteengezet. Maar ten onrechte beschouwt LUCIANI zijn theorie als controverse aan de vóór hem gestelden. En toch is hij hierin door latere onderzoekers gevolgd. Het komt mij voor dat men niet zeggen kan òf LUCIANI's theorie is juist òf wel die van de anderen. Het kernpunt van LUCIANI's theorie is de invloed van de uit het cerebellum komende zenuwen op het spierweefsel, op de contractiele massa; het kernpunt van de theorie van FLOURENS FERRIER en THOMAS, om drie hoofdmannen te noemen, is de invloed van het cerebellum op de spieren als elementen van het spierstelsel, van het bewegingsapparaat. Het antagonisme tusschen beide theoriën zie ik niet in en dat het cerebellum, met een bouw van de schors die in histologische differentiatie toch eigenlijk die van het cerebrum overtreft, meer dan één functie zou hebben, is toch niet a priori te verwerpen. LUCIANI is dan ook in zijn werk gelukkiger geweest in het opstellen van eigen theorie, dan in de weerlegging van die der andere onderzoekers.

Om dit aan te toonen zal ik een der meeningen van LUCIANI in de volgende bladzijden gaan bestrijden en wel deze dat het cerebellum zijn zoude een homogeen gebouwd orgaan, een orgaan dus waarin geen localisatie der functies bestaat.

Over een dergelijke localisatie vindt men in de litteratuur reeds vage aanwijzingen. FERRIER spreekt zich in dit opzicht het scherpst uit; ook THOMAS en om een clinicus te noemen ook NOTHNAGEL nemen in principe eenige localisatie aan. Het blijft echter bij een uitspreken van het principe in 't algemeen, van eenige specieele afgrenzing is geen sprake. Toch had THOMAS een prophetischen blik op de methode die men volgen moest om tot de kennis dezer loca-

lisatie te komen. Hij vergelijkt n. l. het cerebellum van visschen, reptiliën, vogels en zoogdieren met elkander en besluit zijne vergelijking met deze merkwaardige zinsnede: „Par ce court aperçu on peut juger de l'importance de l'anatomie comparée dans la solution d'un pareil problème de la physiologie." Het zal mij nu in de volgende bladzijden daarom te doen zijn, om deze beteekenis der vergelijkend-anatomische methode voor de physiologie van het cerebellum te leeren kennen.

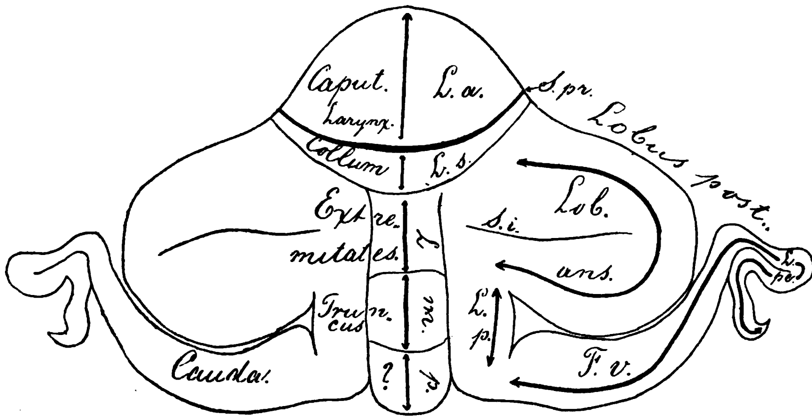
Echter de vergelijkende morphologie was hiertoe niet in staat voordat zij zelve over den bouw van het cerebellum een juist inzicht had gekregen. Om daartoe te geraken moest gebroken worden met het tot nu toe gevolgde systeem dat er zich toe bepaalde om eenvoudig de nomenclatuur en de gangbare indeeling van het menschelijk cerebellum op dat van andere vormen over te dragen. Het groote bezwaar toch daarbij was dat de bestaande anatomie van het menschelijk cerebellum een irrationeele was en bovendien indeelingen maakte die anatomisch niet eens zelfs bij den mensch zelf bestaan. Deze zaken heb ik nader uiteengezet in mijne geciteerde verhandeling in de Neurologische en psychiatrische bladen. De vergelijkende morphologie van het cerebellum moest dus van nieuws worden opgebouwd en eerst toen het daarbij bleek dat dit orgaan op een geheel andere wijze was opgebouwd dan men zich tot nu toe voorstelde en toen bleek dat in de geheele rij der zoogdieren hetzelfde bouwbeginsel was toegepast, eerst toen was de grondslag gelegd voor een oplossing der vraag die reeds door Thomas gesteld was: in hoeverre de vergelijkende anatomie licht werpt op de physiologie van dit deel van het centrale zenuwstelsel. Alvorens dus tot het physiologisch deel mijner verhandeling te kunnen overgaan moet een korte beschrijving gegeven worden van de samenstelling van het zoogdiercerebellum. Ik zal dit doen aan de hand van het schema in Figuur 1 afgebeeld.

De kleine hersenen der zoogdieren zijn samengesteld uit twee kwabben, een voorkwab en een achterkwab (Lobus anterior en Lobus posterior), onderling van elkander gescheiden door den Sulcus primarius (Fig. 1 *S. pr.*).

Beide kwabben, van welke de Lobus posterior steeds het krachtigst ontwikkeld is, onderscheiden zich essentieel van elkander door hun volkomen verschillend bouwtype. De Lobus anterior

(Fig. 1 *L. a.*) is een onparige, bilateraal-symmetrisch gebouwde kwab, waarin geen verdere differentiatie is waar te nemen, een scheiding in hemispheren en een middenstuk bestaat anatomisch niet. Het geheel bestaat uit lamellen, die transversaal verloopen, regelmatig achter elkander gerangschikt zijn en die samengevoegd zijn tot meestal vier onderkwabjes.

Fig. 1.



Schema van den bouw van het zoogdier-cerebellum.
Rechts van de mediaanlijn de aanduidingen betreffende de morphologie, links de localisatie der coördinatiecentra.

De achterkwab (Lobus post.) daarentegen is zeer gecompliceerd gebouwd. Onmiddellijk achter den Sulcus primarius volgt een gedeelte welks structuur tamelijk wel overeenstemt met die van den Lobus anterior. Ook dit deel toch bezit nog een onparigen bouw, bestaat uit achter elkander gerangschikte transversaal verloopende lamellen. In tegenstelling met het overige deel van den Lobus posterior heb ik dit kwabje als Lobulus simplex onderscheiden. (Fig. 1. *L. s.*)

Het overige, en tevens grootste gedeelte van den Lobus posterior is niet meer onparig gebouwd, doch samengesteld uit drie kwabben, een middenkwab en twee zijkwabben, de eerste is de Lobulus medianus posterior (*L. m. p.*), de beide laatste zijn de Lobuli laterales posteriores.

De Lobulus medianus posterior is een smalle kwab die lateraal door twee evenwijdig aan de mediaanlijn verloopende groeven wordt begrensd, dit zijn de Sulci paramediani. Deze kwab is dik-

wijls opgebouwd uit regelmatig achter elkander gegroepeerde, transversaal verloopende lamellen, zoodat men zich kan denken dat de lengteas van dit kwabje samenvalt met het mediaanvlak. Bij verschillende diergroepen echter vormt deze Lobulus op bepaalde plaatsen meerdere dikwijls zeer gecompliceerde windingen. Steeds zijn in dit kwabje anatomisch drie gebieden te onderscheiden, die ik hier kortheidshalve als bovenste, middelste en onderste derde aanduiden zal.

De Lobuli laterales posteriores vertoonen bilaterale asymmetrieën, doch deze overschrijden niet den graad van asymmetrie dien men in andere parige organen aantreft en laten toch steeds de hoofdlijn in den bouw van deze kwab intact. Men kan aan elken Lobulus lateralis porterior drie deelen onderscheiden. Het eerste deel sluit onmiddellijk tegen de zijgedeelten van den achterrand van den Lobulus simplex aan en wordt gevormd door een dikwijls zeer groot aantal lamellen, die gezamenlijk in den vorm van een lus op den mergkern van het cerebellum zijn geïmplanteerd, op grond waarvan dit kwabje als Lobulus ansiformis onderscheiden is. (Fig. 1. *Lob. ans.*) De rangschikking in den vorm van een lus, laat verder een onderscheiding in dezen Lobulus ansiformis toe van twee beenen die, om een voor alle toestanden passende benaming aan te kunnen wenden, als eerste been — Crus primum — en tweede been — Crus secundum — onderscheiden zijn.

De lamellen van het Crus primum vormen de directe voortzetting der lamellen van den Lobulus simplex en in hun opvolging verwijderen deze zich allengs van de mediaanlijn; het Crus secundum is dat deel van den Lobulus ansiformis dat in de richting van de mediaanlijn terugkeert. Beide crura liggen direkt tegen elkander aan en worden van elkander afgegrensd door den Sulcus intercruralis (Fig. 1. *S. i.*). Lateraal buigt het Crus primum zich geleidelijk in het Crus secundum om.

Op den Lobulus ansiformis volgt naar achteren toe het tweede deel van den Lobulus lateralis posterior. Dit gedeelte bestaat uit een betrekkelijk kort smal kwabje, waarin de lamellen achterelkander gerangschikt zijn. Dit kwabje loopt evenwijdig aan, en ligt onmiddellijk tegen den Lobulus medianus porterior, een omstandigheid waaraan de benaming van Lobulus paramedianus ontleend is. (Fig. 1. *L. p.*)

Het derde gedeelte van den Lobulus lateralis posterior bestaat uit een aaneenschakeling van lamellen, die tezamen een lint- of bandvormig kwabje vormen dat in onmiddellijke aansluiting aan den Lobulus paramedianus begint, den zijrand van het cerebellum vormt en daarbij dikwijls een groot aantal zeer gecompliceerde windingen beschrijft. Dit deel is als Formatio vermicularis onderscheiden (Fig. 1, *F. v*). In de meeste gevallen ziet men dat een der windingen dezer Formatio vermicularis lateraal buiten het cerebellum vrij uitsteekt, een soort van appendix vormt. Dit lateraal vrij uitstekend deel der Formatio vermicularis is Lobulus petrosus benoemd geworden (Fig. 1. *L. pe.*). In deze Formatio zijn nu nog verdere onderscheidingen te maken, doch deze hebben voor het doel, dat in deze verhandeling beoogd wordt, geen belang.

Dit is in het kort de grondlijn in den bouw van het cerebellum van alle zoogdieren inclusief den mensch. Van de gangbare voorstelling van den bouw van dit orgaan wijkt zij, zooals blijkt, zeer ver af. De wijze waarop men zich denken moet dat dit systeem tot ontwikkeling is gekomen, heb ik in mijn reeds meermalen geciteerde verhandeling in bijzonderheden uiteengezet, doch voor 't juiste begrip van 't geen volgt ben ik genoodzaakt de daarin uitgewerkte hoofdgedachte hier kortelijks aan te stippen. Men moet zich denken dat de oppervlaktevergrooting van de schors van het cerebellum niet een overal even intensieve is, doch dat in die schors centra van verhoogde oppervlakteëxpansie ontstaan, centra dus waar de toeneming van het schorsoppervlak in een sneller tempo geschiedt. Dit physiologische ontwikkelingsbeginsel maakt ons den bouw van het cerebellum begrijpelijk en het is nu dus de vraag, hoe zijn in de schors van het cerebellum die groeicentra ten opzichte van elkander gerangschikt en hoe verloopen zij. Hierop geven de dikke lijnen in de rechterhelft van Figuur 1 het antwoord. Voor de motiveering van dit verloop moet ik weer naar mijne geciteerde verhandeling verwijzen. Een korte toelichting moge hier op haar plaats zijn.

In den Lobus anterior bevindt zich één groeicentrum dat in de mediaanlijn gelegen is, aanvangt bij den voorrand van het cerebellum en zich tot den Sulcus primarius uitstrekt. In den Lobus posterior bevinden zich meerdere groeicentra. In den Lobulus simplex bevindt zich het eerste, 't welk evenals dat in den Lobus

anterior in de mediaanlijn is gelegen en in zekeren zin als de direkte voortzetting van dit laatste kan worden opgevat, doch door den diepen Sulcus primarius ervan gescheiden is. In het overige gedeelte van den Lobus posterior liggen nu drie groei- of expansiecentra van de schors, een in de mediaanlijn en twee zijdelings; dat in de mediaanlijn doet zich voor als de voortzetting van dat in den Lobulus simplex en strekt zich uit tot den achterrand van het cerebellum Dit groeicentrum ligt ten grondslag aan den Lobulus medianus posterior en men moet zich dit als uit drie fragmenten opgebouwd denken. Ter weerszijden van dit mediane expansiecentrum strekken zich de laterale uit en verloopen daarbij in een cerebellum dat in zijn ontwikkeling weinig of niet van het algemeene schema afwijkt, op een wijze als in Figuur 1 door de dikke lijn is aangegeven.

Wanneer wij nu het algemeen voorkomen dezer groeicentra in de schors nader beschouwen, dan trekt daarbij onmiddellijk het feit de aandacht dat het voorste deel van het cerebellum een ander karakter bezit dan het achterste deel, dáar toch zien wij slechts een enkel centrum, in de mediaanlijn verloopend, dat is dus afwezigheid van een anatomisch kenmerk, dat op een bilaterale differentiatie van deze kwab wijzen zou. Het achterste deel daarentegen is duidelijk opgebouwd uit twee bilaterale centra, die onderling weer door een onparig middencentrum gescheiden worden. Reeds deze grof-anatomische verhouding wekt het vermoeden, dat toch niet, zooals Luciani wil, het cerebellum der zoogdieren een homogeen gebouwd orgaan is. Was dit zoo, dan zou men ook een homogene structuur kunnen verwachten. En dit nu is toch niet het geval. De voorkwab bouwt zich op uit slechts een enkel groeicentrum, de achterkwab uit drie naast elkander gelegene, die elk weer uit drie stukken zijn opgebouwd. Ik moet er hier nadrukkelijk op wijzen dat in deze verhandeling uitsluitend het cerebellum van zoogdieren wordt ter sprake gebracht en wat hier aangetoond en geconcludeerd wordt dan ook alleen en uitsluitend op zoogdieren van toepassing is. In de physiologische litteratuur begaat men algemeen de fout de beschouwingen over en experimenteele resultaten verkregen bij cerebella van vogels en zoogdieren dooreen te mengen. Dat dit in hooge mate onjuist is hoop ik nog in den loop dezer verhandeling te bewijzen, door aan te toonen dat schijnbaar

hetzelfde experiment zelfs bij verschillende zoogdieren tot verschillende uitkomsten leiden moet.

Er is nog een ander verschijnsel dat niet in overeenstemming te brengen is met de meening als zoude het cerebellum een homogeen orgaan zijn. Het is n. l. dit dat de zoo veelvuldige variaties die de vergelijkende anatomie van het zoogdiercerebellum leert kennen, beperkt zijn tot de achterkwab. Voor de voorkwab van het cerebellum van alle zoogdieren geldt dezelfde definitie, dezelfde beschrijving: zij neemt het voorste deel van het cerebellum in en is opgebouwd uit regelmatig achter elkander gegroepeerde, transversaal, of een weinig naar voren concaaf verloopende lamellen. Wat verschilt is het aantal der lamellen en de transversale maat hiervan. Nu eens is deze laatste gering, dan weer neemt zij aanzienlijk toe. De voorkwab is dus grooter of kleiner, heeft een meer of minder uitgebreid schorsoppervlak, doch de bouw wordt niet gewijzigd. Hetzelfde geldt ook nog in 't algemeen voor den Lobulus simplex, hoewel hier toch reeds geringe variatieverschijnselen zijn te konstateeren. De zetel der variaties bevindt zich uitsluitend in de achterkwab, doch ook hier treden zij weer bij preferentie in bepaalde onderdeelen op, brandpunten van variaties zou men deze kunnen noemen. Één dezer gebieden is het bovenste derde deel van den Lobulus medianus posterior, dat deel dus 't welk gelegen is tusschen de beide Lobuli ansiformes. Terwijl de overige twee derden bijkans niet varieeren, uit regelmatig achter elkander volgende lamellen bestaan, ziet men dat dit bovenste derde gedeelte zich in zeer verschillenden ontwikkelingsgraad en vorm kan voordoen. Nu eens is het geheel rudimentair, vertoont geen enkele lamel, ja kan het zelfs den schijn hebben alsof op deze plaats de mergkern bloot ligt (mol), dan weer is het uitermate krachtig ontwikkeld, bestaande uit een bloemkoolachtig conglomeraat van windingen. Van waar deze variabiliteit wanneer het cerebellum homogeen gebouwd ware? Dat men hierbij niet mag denken aan een relatie met de massale lichaamsontwikkeling zal ik straks nader aantoonen, doch ten bewijze dat dit niet zoo is, voer ik hier als voorbeeld den olifant en den mensch aan, bij wie dit deel van den Lobulus medianus posterior hoogst eenvoudig gebouwd is.

Een tweede brandpunt van variabiliteit vormt de Lobulus ansi-

formis. Nu eens vindt men dezen Lobulus als een fraai gebouwde lisvormige kwab, dan weer als een grootere of kleinere groep lamellen die recht achter elkander gelegen zijn, zoodat in zulk een geval de naam „liskwab" strictiori sensu niet toepasselijk schijnt; in andere gevallen verkrijgt deze kwab een zoo buitengewoon sterke ontwikkeling, dat, zooals b. v. bij den mensch, het grondschema in den bouw van het cerebellum ten gevolge daarvan bijkans niet meer te herkennen is. Echter, meer of minder ontwikkeld, aanwezig zijn de Lobuli ansiformes altijd. De Lobulus paramedianus daarentegen vormt weer een der stabiele elementen van het cerebellum, steeds aanwezig als een groep lamellen, die transversaal verloopend, achter elkander gerangschikt zijn. Wanneer, zooals bij den mensch, de Lobulus ansiformis zich zoo bijzonder krachtig ontwikkelt, dan heeft dit wel invloed op de ligging van den Lobulus paramedianus (het is n. l. de tonsille der Anthropotomie) maar niet op zijn zelfstandig bestaan. Dit blijft steeds intact.

Het meest variabele element in het cerebellum is de Formatio vermicularis. Tusschen een toestand zooals men die bij mensch en olifant aantreft, waar dit onderdeel nog slechts als onaanzienlijk rudiment aanwezig is en dien bij de marine zoogdieren (zoowel Cetaceen als Pinnipediers) waar deze kwab soms meer dan de helft van de achterkwab vormt, liggen alle overgangsstadiën, die met een grooten rijkdom aan bouw- en reliefverschillen gepaard gaan.

Hoe laat zich nu — ik herhaal — deze variabiliteit in bepaalde onderdeelen van het cerebellum rijmen met een homogenen bouw van dit orgaan? Maakt het niet veel meer den indruk alsof men in het cerebellum te zien heeft een complex van wat men haast zou kunnen heeten organen, waarvan sommige stabiel zijn, andere daarentegen een zeer wisselende ontwikkeling bezitten? Juist dit laatste was het mij voortdurend fascineerende punt bij mijn morphologisch onderzoek, omdat toch telkenmale de varieerende ontwikkelingsgraad van bepaalde onderdeelen het vermoeden wekte dat hierin de sleutel gelegen was, die de weg tot een physiologisch begrijpen van het cerebellum zou ontsluiten; telkens toch rees de vraag, waarom is nu bij dit dier deze kwab zoo krachtig ontwikkeld, waarom bij dat dier zoo rudimentair? Een tijd lang dacht ik op het goede spoor te zijn toen ik meende een relatie gevonden te hebben tusschen den massalen ontwikkelingsgraad van

elk der kleinhersenkwabjes en dien der morphologische onderdeelen waaruit het lichaam is samengesteld. Toch bleek mij dat ik hierbij telkens op tegenspraak stootte, totdat ik eindelijk mijns inziens de oplossing vond en wel in die richting dat er niet bestaat een relatie tusschen de afzonderlijke cerebellairkwabjes en de massale ontwikkeling der deelen van het lichaam, doch wel eene tusschen de eersten en den physiologische ontwikkelingsgraad der laatsten. Om dit direkt met een voorbeeld toe te lichten: de extremiteiten hebben hun eigen centrum in de schors van het cerebellum en dit centrum is nu krachtiger ontwikkeld niet naar gelang de extremiteit meer volumen heeft, zwaarder gebouwd is, doch naar gelang zij een physiologisch hooger gedifferentieerd apparaat vormt.

Tot de voorschreven conclusie was ik voornamelijk gekomen door mij te stellen op het standpunt, door de meeste physiologen ingenomen, dat het cerebellum het centraalapparaat is dat de coördinatie der willekeurige bewegingen beheerscht, een meening die door LUCIANI wel is waar weersproken, maar niet weerlegd is. Het had mij nu reeds langen tijd getroffen dat de distributie in het cerebellum van wat ik tot nu toe steeds de groeicentra heette een zeer merkwaardige overeenstemming vertoonde met de verdeeling der spiergroepen over het lichaam en de meerdere of mindere onafhankelijkheid der linkszijdige en rechtszijdige spieren bij het ten uitvoerbrengen van samengestelde bewegingen.

Daar zijn gebieden in het lichaam waar voor het tot stand komen van eene beweging de linkszijdige en de rechtszijdige spieren steeds gelijktijdig, dus gecoördineerd, functioneeren, daarnaast zijn er andere gebieden waar het spierapparaat aan de eene zijde eene beweging ten uitvoer brengen kan, terwijl het homologe apparaat aan de andere zijde in volkomen rust blijft. Tot het eerste gebied behooren hoofd en hals. De spiergroepen die zich bevinden aan het hoofd, 't zij dat zij dienen voor de oogbewegingen, 't zij dat zij dienen voor de kauwbewegingen, of wel bij het spreken een rol vervullen (tongspieren) werken steeds dubbelzijdig. Ik kan hier onmiddellijk de larynxspieren aan toevoegen. Dit geldt ook nog, hoewel niet meer in zoo hooge mate, voor de minische spieren; bij het kind werken deze nog doorgaans bilateraal gecoördineerd, door oefening echter, slaagt de mensch er ten deele in deze spieren ook eenzijdig te laten werken. Neemt men

echter den hoog gedifferentieerden morphologischen bouw van deze spiergroep in aanmerking, dan is dit vermogen tot eenzijdige werking toch inderdaad zeer beperkt te noemen, voor sommige tot deze groep behoorende spierenzelfs nog ontbrekend. Niettegenstaande b.v. de beide Musculi frontales anatomisch volkomen gescheiden zijn, is men toch niet tot enkelzijdige contractie in staat. Men kan dus overtuigd zijn dat de coördinatie der spiercontracties van de muskulatuur van het hoofd van uit een onparig centrum gereguleerd wordt. Een dergelijk centrum wil ik onderscheiden als „*coördinatiecentrum*". Men zou hier de opmerking kunnen maken dat men toch b.v. de tong willekeurig naar links en rechts kan brengen. Echter, bij zulk een beweging lateraalwaarts van de tong is toch het geheele spierapparaat van dit orgaan in actie, kromt men de tong naar links, dan zal in de rechterhelft een veranderde, misschien verminderde tonus moeten ontstaan. Overigens mag ik hier misschien tusschenvoegen dat mij de specieele physiologie der tongspieren niet duidelijk is. Hoe dikwijls ik er over heb nagedacht, toch kan ik nog niet physiologisch b.v. het uitsteken van de tong begrijpen. Blijf ik op het standpunt staan dat spierbundels contraheeren en bij contractie korter worden, dan blijft mij aan de hand van de samenstelling van het spiersysteem van de tong, het uitsteken daarvan een puzzle. De tong toch wordt bij het uitsteken langer, en wordt in zijn verdere verlenging verhinderd door het tot pijnlijk worden toe uitgerekte frenulum.

Evenals voor het hoofd moet men ook voor het spiersysteem van den hals een onparig coördinatiecentrum postuleeren. Ook de spiergroepen die topographisch tot dit lichaamsgebied behooren werken steeds bilateraal. In de eerste plaats zijn als zoodanig de larynxspieren te noemen. Eenzijdige werking daarvan is niet denkbaar. Hetzelfde geldt voor de pharynxmuskulatuur. Doch ook de skeletspieren die men aan den hals aantreft zullen steeds bilateraal werken. Duidelijk is dit bij de ante- en retroflexie van het hoofd, doch ook bij het draaien grijpen steeds contracties plaats van spieren, die aan verschillende zijden van het mediaanvlak gelegen zijn. Bij draaien van het gezicht b.v. naar rechts, contraheert de linker Sterno-cleidomastoideus en aan de rechterzijde de Splenius capitis en de Obliquus capitis inferior. Bovendien het laat zich in 't algemeen gemakkelijk begrijpen, dat geen enkele beweging van het hoofd,

met zijn zeer labiel evenwicht, uitgevoerd kan worden zonder dat daarbij het geheele spierapparaat dat aan den schedel aangrijpt gelijktijdig werkt. Ook voor de halsspieren bestaat dus een noodzakelijk bilaterale coördinatie en evenals bij het hoofd zal men ook hier tot het bestaan van een onparig coördinatiecentrum moeten besluiten.

Daalt men nu verder af aan het lichaam dan worden de toestanden geheel anders, althans wanneer wij ons voorloopig tot den mensch bepalen. De bovenste extremiteiten *kunnen* bilateraal gecoördineerd werken, maar daarnaast is elke extremiteit in staat om volkomen zelfstandig te functioneeren zonder medewerking der andere. Terwijl de rechterhand de zeer samengestelde beweging van het schrijven volvoert, blijft de linker volkomen in rust. En tot welk een hoogen graad van ontwikkeling die zelfstandigheid zelfs bij beweging van beide extremiteiten door oefening kan worden opgevoerd, wordt door het pianospel bewezen. Men is dus wel genoodzaakt aan elk der beide voorste extremiteiten een eigen coördinatiecentrum toe te kennen. Waar eene functioneele onafhankelijkheid dezer beide bilateraal-symmetrische gebieden van het spierstelsel bestaat, zal ook in het centrale coördinatieapparaat een bilateraal-symmetrisch centrum moeten verschijnen. Echter, deze functioneele onafhankelijkheid der beide bovenste extremiteiten is een physiologische differentiatie die uit een lageren toestand van functioneele samenwerking ontstaan is. Bij de lagere vormen bestaat bij de beweging wat men zou kunnen noemen een verplichte synergie van beide extremiteiten. Ik kom hierop staks nader terug in verband met de vraag welken vorm het cerebellum bij de dieren met zulk een noodzakelijke synergie hebben moet, voer hier ter plaatse het feit slechts aan om er op te kunnen wijzen dat ook bij den mensch nog de sporen waar te nemen zijn van dien oorspronkelijken toestand van synergisme. Juist de eerste technische moeielijkheid, waarmede de leerling in het pianospel te kampen heeft, is de gelijktijdige beweging der homologe spieren van linker- en rechterhand te overwinnen. Hoewel er dus voor elk der beide bovenste extremiteiten van den mensch een eigen coördinatiecentrum moet worden aangenomen, mag men niet ontkennen het bestaan van een nog voor beide gemeenschappelijk centrum, een centrum van waaruit de bilateraal-symmetrische be-

wegingen worden beheerscht. Dat de actie van dit laatste centrum zich wel tijdelijk laat onderdrukken, doch dat het zich niet blijvend op nonactiviteit laat stellen, daarvan kan men zich gemakkelijk overtuigen. Men vrage aan een geoefend pianospeler, om met de vingers van beide handen vlug op de tafel te trommelen en wel zoo, dat hij links met den pink, rechts met den wijsvinger begint; wanneer men dan tegelijk met hem spreekt, zoodat hij niet kan denken met een vingeroefening bezig te zijn, zal men zien dat zeer spoedig de beide handen door contractie der homologe spieren identische bewegingen gaan maken. Men zal dus voor de bovenste extremiteiten drie coördinatiecentra moeten aannemen, een onparig. zooals voor hoofd en hals, waardoor de bilaterale synergie wordt beheerscht, daarnevens een bilateraal centrum voor de coördinatie der unilaterale bewegingen.

Hetzelfde geldt voor de onderste extremiteit, ook hiervoor zal men een parig coördinatiecentrum moeten aannemen. In welke betrekking zullen deze centra staan tot die der bovenste extremiteit? Hierop is niet kortweg een enkel voor alle zoogdieren geldend antwoord te geven. Vergelijkt men toch onderling den modus van locomotie bij de verschillende dieren, dan merkt men op dat hierbij het synergisme tusschen voorste en achterste extremiteit een zeer verschillende rol speelt. Daar zijn dieren bij wie steeds voorste en achterste extremiteit bij de voortbeweging samenwerken, ik herinner aan alle hoefdieren; bij de op boomen levende dieren evenals bij de in 't water levende is dit niet het geval, hier is de zelfstandigheid van elk der extremiteiten een veel grootere geworden. Nog grooter wordt deze onafhankelijkheid der extremiteiten van elkander bij dieren waar de voorste extremiteit tot grijporgaan of graafapparaat is gedifferentieerd. Gaat men uit van de eerstbedoelde vormen, bij wie een zeer intensief synergisme tusschen voorste en achterste extremiteit bestaat, dan moet men wel het bestaan van een gemeenschappelijk coördinatiecentrum voor beide aannemen, terwijl elk der extremiteiten meer een eigen centrum erlangt naar gelang de physiologische beteekenis van elk der afzonderlijke extremiteiten stijgt. De coördinatiecentra voor de extremiteiten in de cerebellairschors zullen dus een phylogenetische ontwikkeling doorloopen, die parallel gaat aan de phylogenetische ontwikkeling der functies van de extremiteit. In deze overweging ligt reeds een,

zij het nog vage, aanwijzing daarvan, dat men de resultaten der experimenten, die tot nu toe op het cerebellum zijn uitgevoerd, volstrekt niet zonder meer met elkander mag vergelijken. Toch is dit gezichtspunt door de physiologie te veel verwaarloosd. NOTHNAGEL verkrijgt bij het konijn eenigszins andere resultaten dan LUCIANI bij den hond. De oorzaak hiervan ligt niet in de wijze van experimenteeren, doch aan den verschillenden physiologischen ontwikkelingsgraad van cerebellum bij konijn en hond. Het hondencerebellum is niet maar eenvoudig een vergroot konijnencerebellum, doch een orgaan waarin de coördinatiecentra anders gegroepeerd en hooger gedifferentieerd zijn. Dat eene direkte vergelijking tusschen het vogelexperiment en het zoogdierexperiment a fortiori te verwerpen is, ligt voor de hand.

Resumeeren wij dus het vorenstaande, dan hebben wij gezien dat men voor de spiergroepen aan het hoofd een onparig coördinatiecentrum moet aannemen, eveneens zulk een voor de spiergroepen van het halsgebied; voor de extremiteiten daarentegen moet men aannemen primo een parig centrum en secundo een onparig centrum. Dit onparige centrum zal geringer beteekenis krijgen naar gelang de zelfstandigheid van de linker en rechter extremiteit grooter wordt, het zal meer op den voorgrond treden naar gelang de synergie tusschen beiderzijdsche ledematen een meer intensieve is. Het parige centrum zal bovendien als een gemeenschappelijk centrum voor voorste en achterste extremiteit ageeren in geval het synergisme tusschen beide extremiteiten voor den bewegingsvorm wordt vereischt, het zal zich, om het zoo eens uit te drukken, hoe langer zoo meer in twee dochtercentra deelen, hoe meer de voorste en achterste extremiteit als zelfstandige organen kunnen ageeren. Hieruit vloeit voort dat dus het schorsgebied waar in de kleine hersenen het coördinatiecentrum der extremiteiten is gelegen, zeer verschillend gebouwd moet zijn, het is wat ik hiervoor aanduidde als een brandpunt van variabiliteit.

Over de coördinatiecentra van de rompspieren en over die der staartspieren, die — men denke slechts aan de marine zoogdieren — somwijlen een zeer gewichtige rol zullen spelen, zal ik te dezer plaatse niet uitweiden; ik kan dit beter doen nadat ik de juistheid der voorgaande theoretische overwegingen over de centra van hoofd, hals en extremiteiten aan de vergelijkende

morphologie van het zoogdiercerebellum zal hebben getoetst.

Zooals ik hiervoor reeds opmerkte is mij het bouwprincipe van het zoogdiercerebellum begrijpelijk geworden, nadat ik tot de voorschreven inzichten over de distributie en de relatie der coördinatiecentra gekomen was. Vestigt men nu toch nogmaals de aandacht op Figuur 1, dan vindt men in de geheele voorkwab slechts een enkel centrum, dat ik bij de descriptie als groeicentrum aanduidde, doch dat in het vervolg als coördinatiecentrum onderscheiden zal worden. Hierop volgt in den Lobulus simplex nog een onparig centrum, dat echter bij lange niet zoo een sterke ontwikkeling heeft als het eerste. Onmiddellijk achter den Lobulus simplex volgen nu drie coördinatiecentra, een onparig, gelegen in den Lobulus medianus posterior en een parig, gelegen in de Lobuli ansiformes. Over het overige deel van het cerebellum spreek ik straks nog. De distributie der coördinatiecentra in dit deel van het cerebellum sluit dus volkomen met de hiervoor gegeven theoretische overwegingen en op grond van een en ander kom ik tot de volgende conclusie: *De Lobus anterior cerebelli omvat het coördinatiecentrum voor de spiergroepen van het hoofd*, *de Lobulus simplex dat voor die van den hals*, *in het bovenste deel van den Lobulus medianus posterior is gelegen het onparige coördinatiecentrum voor linker- en rechterextremiteiten*, *in elk der Lobuli ansiformes ligt een der parige centra voor de beide rechter*, *respectievelijk de beide linker extremiteiten.* Mijn taak zal het alsnu moeten zijn de juistheid dezer conclusie op grond der vergelijkende anatomie te gaan bewijzen.

De coördinatiecentra zijn dus voor zoover de tot nu toe besprokene betreft in voor- en achterwaartsche richting gelegen in de schors van het cerebellum, in een zelfde volgorde als hun gebieden in het lichaam in cranio-caudale richting. 't Meest naar voren ligt het centrum voor het hoofd. Beschouwen wij dit het eerst.

Dit centrum omvat de geheele voorkwab. Ik heb er reeds op gewezen dat de voorkwab dat deel is van het cerebellum dat in de geheele rij der zoogdieren geen differentiatie vertoont. Alleen is waar te nemen een massale vergrooting. Ook de indeeling in kwabjes is tamelijk constant. Met weinige uitzonderingen zijn er vier te onderscheiden. Vergelijkt men nu met dezen constanten bouw de physiologische ontwikkeling der spiergroepen van het hoofd in de geheele reeks der zoogdieren, dan bemerkt men dat ook

hierin slechts een zeer beperkte evolutie te constateeren is. De spiergroepen voor de oogbewegingen differentieeren zich in 't geheel niet, alle zoogdieren bezitten de zes ook den mensch toekomende oogbalspieren. Het eenige, wat als differentiatie in deze spiergroep valt op te merken, is dit, dat bij de beide Monotremen de Obliquus superior nog niet in de omgeving van het Foramen opticum ontspringt en dat bij verschillende zoogdieren, vooral bij de hoefdieren, als afsplitsingsproduct van den Rectus lateralis een nieuwe spier ontstaat, nl. de Retractor bulbi. Tot een — en hierop moet nadruk vallen — tot een eenzijdige oogbeweging is echter geen enkel dier in staat, de bouw van het zintuig vereischt steeds een bilateraal-gecoördineerde werking. Eén centrum beheerscht linker en rechterzijde. Volkomen hetzelfde geldt voor de groep der kauwspieren. En men kan zeker zijn, dat, als men eenmaal voor een willekeurig zoogdier meer in het bijzonder het coördinatiecentrum voor de oogspieren en kauwspieren heeft leeren afgrenzen, de kwestie voor de geheele groep is opgelost.

In de groep der mimische spieren grijpt differentiatie plaats. Aan de eene zijde is een rudimentair worden der oorspieren te konstateeren, aan de andere zijde een hoogere ontwikkeling der mimische spieren in engeren zin. Deze laatste evolutie begint bij de laagste groep der Primaten (halfapen, apen, mensch) en bereikt zijn toppunt bij den mensch. In verband hiermede staat nu het feit dat in de orde der Primaten de voorkwab van het cerebellum hoe langer hoe krachtiger zich ontwikkelt en wel doordat niet alleen het aantal lamellen toeneemt doch, — en dit schijnt mij meer essentieel — deze zich in transversale richting verlengen. Maar toch, niettegenstaande deze differentiatie, blijft de bilaterale synergie dezer spiergroep behouden. Alleen bij een opzettelijk pogen is de mensch tot eenzijdige mimiek in staat, moet daarbij echter steeds de homologe spieren aan de andere zijde in bedwang houden, het synergisme onderdrukken. Hier bestaat dus een begin van unilaterale functie.

De tongspieren verkeeren weer in hetzelfde geval als de oog- en kauwspieren, ook bij deze bestaat in de rij der zoogdieren geen evolutie. Dezelfde skelet-tongspieren en dezelfde intrinsieke tongspieren die men bij den mensch vindt, treft men bij alle zoogdieren aan. Toch is de functie van het orgaan in het bijzonder

bij den mensch zeer verhoogd, door de groote rol die het bij de spraakbewegingen speelt. Het coördinatiecentrum van dit orgaan zal dus meer uitbreiding moeten gekregen hebben, maar voor een splitsing in een bilateraal centrum bestaan geen motieven, integendeel, het orgaan blijft bilateraal-synergisch functioneeren, alzoo wel uitbreiding van het onparige centrum, vergrooting van het schorsoppervlak, maar geen differentiatie. Op de vraag of de vergrooting van het coördinatiecentrum van de tong tot de vergrooting van den Lobus anterior bij den mensch bijgedragen heeft kom ik straks nog terug.

De zoo gelijkvormige bouw van den Lobus anterior cerebelli in de geheele rij der zoogdieren wordt ons dus uit de vergelijkende physiologie van de spiergroepen aan het hoofd begrijpelijk. Alleen ziet men deze kwab bij de Primaten zich verbreeden. Nog bij een ander dier neemt deze Lobus grootere afmetingen aan en verkrijgt een vorm die met dien van den mensch zeer veel overeenkomst heeft. Dit dier is de olifant en het ligt voor de hand om de oorzaak hiervan te zoeken in de krachtige en physiologisch hoog ontwikkelde slurfmuskulatuur, die ook uit de mimische spiergroep is ontstaan. Trouwens wij zullen zien dat ook in andere opzichten het cerebellum van den olifant in bouw zeer aan dat van den mensch nabij komt.

We kunnen nu overgaan tot de motiveering van den tweeden passus in de boven omschreven conclusie, n.l. in den Lobulus simplex ligt het coördinatiecentrum van den hals. Voor dat ik tot deze motiveering overga, moet ik eerst de aandacht vestigen op een ander merkwaardig punt van overeenkomst tusschen de topographische uitbreiding der spiergroepen over het lichaam en de anatomie van het cerebellum.

De Lobulus simplex is het meest naar voren gelegen gedeelte van den Lobus posterior, sluit dus onmiddellijk aan den Lobus anterior aan en is hiervan door den diepen Sulcus primarius gescheiden (zie het descriptieve gedeelte). Deze Sulcus primarius, de eigenlijke hoofdgroeve van het cerebellum, — die, entre parenthèses, niets met den uit een vergelijkend anatomisch oogpunt geheel onbeduidenden Sulcus horizontalis der Anthropotomie te maken heeft — ontstaat bij het embryo het eerst en snijdt zoo diep in het cerebellum in, dat een bijkans volmaakte afscheiding tusschen de

beide Lobi van het cerebellum ontstaat. Een samenhang tusschen het coördinatiecentrum van den Lobus anterior met die van den Lobus posterior bestaat niet of nauwelijks. Een dergelijke scherpe afscheiding van coördinatiecentra treft men op geen enkele andere plaats in het cerebellum meer aan. Vanwaar dan hier wel zoo eene? Het komt mij voor, dat deze toestand begrijpelijk wordt, wanneer men denkt aan de geisoleerde positie der spiergroepen van het hoofd ten opzichte van die van romp en extremiteiten. De spiergroepen van hals, romp en ledematen bezitten wel is waar een groote mate van zelfstandigheid vooral bij den mensch, doch topographisch bestaan tusschen hen in 't geheel geen scherpe grenzen. De spieren van den hals zijn onderdeelen van systemen die zich over den romp verder voortzetten. De spieren van de bovenste extremiteit breiden zich over den hals en romp uit, de spieren van de onderste extremiteit nemen ten deele oorsprong van het rompskelet. Anatomisch scherpe grenzen bestaan hier dus niet en evenmin eene volkomen functioneele isoleering. Bij het gaan zijn het niet alleen de spieren der onderste extremiteiten die in actie zijn, doch de rugspieren, de buikspieren, ja de spieren der bovenste extremiteit nemen in zeer stelselmatige wijze aan deze verrichting deel. Niet alzoo echter de spiergroepen van het hoofd (oogspieren, kauwspieren, mimische spieren, larynxspieren, tongspieren). Deze nemen in geen enkel opzicht aan de verrichting van het gaan zelve deel. Dit blijkt daaruit dat men gedurende het loopen deze spiergroepen volkomen tot zijn beschikking houdt, zonder dat het gebruik er van gedurende het loopen in eenig opzicht het mechanisme van het gaan wijzigt Men kan deze spieren gebruiken zonder dat daardoor het evenwicht van het lichaam in eenig opzicht gewijzigd wordt. Deze spieren dragen in geen enkel opzicht tot het in stand houden van het lichaamsevenwicht bij. Doch wel alle andere spieren van het lichaam. Bij de geringste wijziging van het evenwicht moet een verandering in den contractietoestand van alle romp-, hals- en ledematenspieren ontstaan. Hieruit blijkt dat de voor het voortbewegen noodzakelijke coördinatie alle spiergroepen van het lichaam omvat, doch zich niet uitstrekt over die die zich aan het hoofd bevinden. Was dit zoo dan zou, als men gedurende het loopen begon te spreken, de wijze van coördineeren eenigszins moeten veranderd

worden. Niet alleen het mechanisme van het gaan zou een geringe afwijking ondergaan, evenzoo goed als wanneer men bijv. gedurende het gaan het hoofd naar links of rechts buigt, doch ook het mechanisme van het spreken zou eenigszins anders zijn, omdat men in zoo'n geval spreken zou met een spierstelsel, dat reeds voor een andere functie in een bepaalden coördinatietoestand gebracht was. Aan de vrijheid der beschikking over het spraakapparaat zou dus iets ontnomen zijn. En hetzelfde geldt voor de mimische muskulatuur, voor de oog- en de kauwspieren.

Wij merken dus op dat uit een oogpunt van coördinatie de spieren van het lichaam zich in twee hoofdgroepen laten scheiden en wel een groep die de spieren van het hoofd omvat en een tweede die de hals-, romp- en extremiteitspieren omvat. Ligt in deze overweging niet een toelichting tot het feit dat — ja misschien een antwoord op de vraag waarom — het cerebellum in twee kwabben is gescheiden? Deze afscheiding beduidt toch eene afgrenzing van twee coördinatiecentra of groepen van zulke. Het eene, in de voorkwab gelegen, dat de bewegingen der hoofdspiergroepen beheerscht, het andere in de achterkwab gelocaliseerd, dat de samenwerking van alle overige spiergroepen van het lichaam regelt. Het eene kan ageeren, terwijl het ander volkomen in rust is. Het spreekt van zelf dat de zooeven gebezigde uitdrukking „afgrenzing" niet mag worden opgevat in den zin van isoleering, want het ligt voor de hand dat er door den mergkern heen verbindingen moeten zijn tusschen beide centra. Ik beschik over een waarneming die het bovenstaande nog meer plausibel maakt. Ik heb nl. de cerebella van meer dan vijftig verschillende zoogdieren onderzocht en kon bij alle de hoofdindeeling van het cerebellum in twee kwabben konstateeren, met uitzondering van twee. Het cerebellum nl. der Cetaceen (walvischachtigen) is niet door een Sulcus primarius in twee kwabben gescheiden. Ik was in de gelegenheid uit deze orde te onderzoeken de kleine hersenen van twee soorten, en wel van den gewonen bruinvisch (Phocaena communis) en van een dolphijnachtige (Tursiops tursio). Reeds onmiddellijk bij mediane halveering springt de geheel andere bouw van den Arbor vitae van het cerebellum dezer dieren in het oog; reeds op den eersten blik toch mist men den tweekwabbigen bouw, er is geen Sulcus prima-

rius [1]). Vanwaar deze eigenaardigheid? Na het voorzegde schijnt mij de verklaring niet moeilijk. Het is toch duidelijk dat bij de marine zoogdieren wel degelijk een coördinatie bestaan moet tusschen de spieren van het bewegingsapparaat en de spieren van den kop.

Tot voorbeeld. Een bruinvisch achtervolgt zijn prooi en op hetzelfde oogenblik, dat hij zijn bewegingsapparaat ad maximum inspant om zijn prooi te bereiken, moet hij zijn kaakspieren in functie brengen om het te grijpen, gedurende de vervolging heeft hij alle bewegingen van zijn prooi met de oogen gecontroleerd, en het contractiespel der spieren van zijn bewegingsapparaat wordt gereguleerd van uit het gezichtsapparaat. De bek met zijn spiersysteem heeft hier veel meer de beteekenis gekregen van grijpapparaat. Genoeg dus om te doen zien dat bij deze diervormen de functioneele samenwerking tusschen de coördinatiecentra van romp- en extremiteitspieren eenerzijds en kopspieren anderzijds veel meer ontwikkeld is. Beide spiergroepen zullen steeds gecoördineerd werken.

De uitzondering die wij bij de Cetaceen hebben geconstateerd, is een steun voor de voorschreven meening over de oorzaak van het ontstaan van den Sulcus primarius en het optreden van den tweekwabbigen bouw van de kleine hersenen.

Keeren wij nu terug tot den Lobulus simplex. In dezen ligt naar mijn meening het coördinatiecentrum van de halsspieren. Ik zal, om niet te uitvoerig te worden, tot toelichting dezer meening niet treden in specieele beschrijvingen, doch wil slechts in 't algemeen hierop wijzen, dat de Lobulus simplex geringer ontwikkeld is naar gelang de functie van den hals geringer is, de hals minder als een zelfstandig onderdeel ontwikkeld is. Schubdier en schilddier hebben een zeer rudimentairen Lobulus simplex en hetzelfde geldt voor de mol. Ook de zeehond heeft, in verhouding tot de overige onderdeelen van het cerebellum, slechts een gering ontwikkelden Lobulus simplex. Bij de walvischachtigen gelukt het niet eenig onderdeel van de kleine hersenen als Lobulus simplex te herkennen. De giraffe daarentegen bezit een Lobulus simplex, die zich van alle anderen onderscheidt, doordat deze zóó krachtig ontwikkeld

---

[1]) Ik kan in deze verhandeling slechts de feiten noemen. In mijne binnen kort verschijnende Monographie over het cerebellum der zoogdieren worden van alle Cerebella die onderzocht zijn de afbeeldingen gegeven, die den tekst toelichten.

is, dat hij naar achteren een eind over het volgend deel van het cerebellum heengewelfd ligt. Ook bij den mensch bestaat een zeer sterke ontwikkeling van deze kwab, die echter typisch verschilt van die der giraffe. Bij de giraffe heeft zich voornamelijk de middelzone krachtig ontwikkeld, deze puilt boven de zijdeelen uit en heeft zich over het aangrenzend deel van het cerebellum heengeschoven; bij den mensch daarentegen is de Lobulus simplex krachtiger ontwikkeld niet alleen omdat de sagittale afmeting sterk toegenomen is, doch ook omdat de transversale uitbreiding eene zooveel grootere geworden is. Ook in dit opzicht, evenals bij den Lobus anterior, vertoont het menschelijk cerebellum de laatste phase van een progressief ontwikkelingsproces dat men in de orde der Primaten in alle opvolgende stadiën vervolgen kan. Typisch voor deze geheele orde is de toeneming der transversale afmeting der lamellen. Bij de giraffe is de vergrooting van het schorsoppervlak in den Lobulus simplex wel niet beperkt tot, maar toch verreweg het krachtigst in de mediaanzone, bij de Primaten wordt de vergrooting van het schorsoppervlak bereikt door een meer gelijkmatige uitbreiding in sagittale zoowel als in transversale richting. Al kan men zich geen voorstelling maken van de détails, toch voelt men als vanzelf dat dit in verband moet staan met de gewijzigde statische verhoudingen van het hoofd ten opzichte van den wervelkolom, de grootere vrijheid van beweging van dit lichaamsdeel en het meer gecompliceerd mechanisme der hoofdbewegingen. Men ziet toch dat in de klasse der Primaten het vlak, waarmede het hoofd met den wervelkolom articuleert, zich verschuift. Bij de zoogdieren in 't algemeen valt dit vlak samen met de achterpool van den schedel, de as van den kop vormt met de as van de wervelkolom een min of meer rechten hoek of wel ligt in 't verlengde van den horizontaal verloopenden lichaamsas. Bij de Primaten verschuift zich het articulatievlak langzamerhand van de achterpool van den schedel op de basaalvlakte. Dit gaat gepaard met het allengs verkrijgen van den opgerichten lichaamsstand. Het hoofd begint dus te balanceeren op den wervelkolom. De bewegelijkheid wordt grooter, de spieren tusschen nek en achterhoofd worden meer gedifferentieerd. Bij de giraffe neemt men waar een massale ontwikkeling van de achterste nekspieren, bij de Primaten eene differentiatie, een fijner bewerktui-

ging der halsspieren, een intensiever coördinatie tengevolge der meer vrije bewegelijkheid.

Aan den hals vindt men behalve de eigenlijke nekspieren nog een hoog-gedifferentieerde spiergroep, n.l. de larynxmuskulatuur. Dat, bij de zeer fijne instrumentatie van dit apparaat, hieraan een uitgebreid coördinatiecentrum moet worden toegekend, is luce clarius. Waar echter ligt dit centrum? Ik ben voor mijzelve hierover niet tot volkomen zekerheid kunnen komen. Het meest plausibel komt mij de opvatting voor dat dit centrum niet in den Lobulus simplex ligt, doch dat men het nog met dat der tongspieren in den Lobus anterior moet zoeken. Wel is waar behoort de larynxmuskulatuur topographisch tot den hals, doch men moet daarbij in 't oog houden dat zij oorsprong genomen heeft uit de muskulatuur van het tot den kop behoorend visceraalskelet. Genetisch behoort dus dat spierapparaat meer tot het kop- dan wel tot het halsgebied. Bovendien, functioneel hangt dit apparaat zoo nauw samen met dat van de tong en pharynx, dat men moeilijk voor elk dezer een afzonderlijk centrum kan aannemen. Van twee dus een: òf wel het enkelvoudige centrum van tong-, larynx- en pharynxspieren ligt in den Lobus anterior, dus vóór den Sulcus primarius, òf wel het ligt in den Lobulus simplex, dus achter die groeve. Zooals gezegd ben ik de eerste opvatting toegedaan en wel niet alleen met het oog op de genese, maar ook op grond der volgende overweging. Lag dit centrum in den Lobulus simplex, dan zouden dus in dit kwabje zich twee centra bevinden, een voor de tong-pharynx-larynxspieren en een voor de nek-halsspieren. Daar beide groepen volkomen onafhankelijk van elkander functioneeren, zou men dus ook morphologisch eenige aanwijzing van het bestaan dezer twee centra in den Lobulus simplex mogen verwachten. En zooals bij de beschrijving is uiteengezet kan men nimmer iets van eene verdere differentiatie in dit kwabje waarnemen.

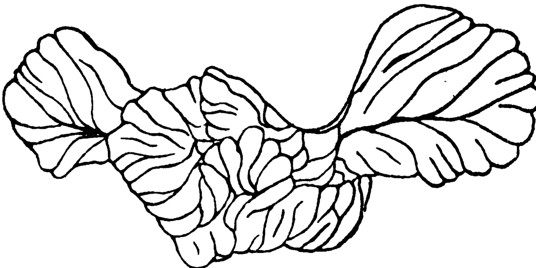
Wij komen nu tot de bespreking van een volgend deel mijner conclusie, n.l. dat betreffende de ligging van het coördinatiecentrum der extremiteitspieren. Dit centrum is veel belangrijker dan de beide voorgaande, omdat ik hierbij meer dan bij de centra in Lobus anterior en in Lobulus simplex bewijzen kan aanvoeren voor de juistheid mijner opvattingen. Deze grootere waarde berust op de variabiliteit van dit centrum. De centra van Lobus anterior

en Lobulus simplex breidden zich, in verband met het spierapparaat dat elk hunner beheerscht, wel uit, doch zelfs waar zich deze spiergroepen verder differentieerden, bleef toch de primitieve modus van coördinatie behouden, het bilateraal synergisme blijft bij deze spiergroepen ongestoord, de coördinatie geschiedt van uit een enkel onparig centrum. Bij de extremiteiten is dit echter niet het geval, zooals dit hiervoor meer in bijzonderheden is toegelicht.

Het coördinatiecentrum voor de extremiteiten is een drieledig: één onparig centrum dat de bilateraal-synergische bewegingen beheerscht, een parig, gelegen ter weerszijden van het eerste, dat de bewegingen der links- en rechtszijdige extremiteiten reguleert. Het eerste centrum ligt in het bovenste deel van den Lobulus medianus posterior, het tweede in de beide Lobuli ansiformes, die onderling door middel van het eerstgenoemde stuk morphologisch verbonden worden. Ik zal het bewijs en de toelichting van de juistheid mijner zienswijzen over deze centra vastknoopen aan de Figuren 2, 3, 4 en 5.

In Fig. 2 heb ik geschetst den anatomischen bouw der Lobuli ansiformes met het deze verbindend tusschenstuk van den Lobulus medianus posterior zooals men deze bij het rund aantreft. Het is dus slechts het ons te dezer plaatse interesseerende deel van het cerebellum dat in deze Figuur is weergegeven. In Figuur 3 heb ik hetzelfde gedaan voor het cerebellum van den hond, in Figuur 4 voor den mensch, in Figuur 5 voor de mol. Laten wij, alvorens tot de bespreking der physiologische beteekenis der verschijnselen over te gaan, de morphologische differentiatie nader beschouwen.

Fig. 2.

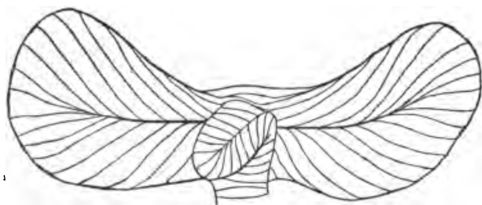


De Lobuli ansiformes en het bovenste derde deel van den Lobulus medianus posterior uit het cerebellum van het rund.

In alle Figuren is duidelijk het bestaan van drie zonen waar te nemen. De middelzone is een onderdeel van den Lobulus medianus posterior, de zijzonen zijn de Lobuli ansiformes. Bij het rund (Figuur 2) valt onmiddellijk de krachtige ontwikkeling der middelzone en de relatief ge-

ringe ontwikkeling der beiden zijzonen in het oog. De middelzone wordt hier gevormd door een bloemkoolachtig conglomeraat van smalle windingen, die als zonder regelmaat dooreengewrongen zijn. Het ontstaan hiervan kan men zich zoo denken dat bij het embryo deze zone uit een eenvoudig gebouwd, in lengterichting gestrekt verloopend kwabje bestaat, dat zich nu zeer sterk in de lengterichting gaat ontwikkelen, doch naar voren en achteren bekneld ligt tusschen het voorafgaande en het volgende deel van het cerebellum en dat nu dus niet meer gestrekt kan blijven verloopen, doch hoe meer het in de lengte groeit des te meer zich in kronkels legt. Het schorsoppervlak neemt dientengevolge buitengewoon in uitbreiding toe. De Lobuli ansiformes daarentegen bestaan uit betrekkelijk weinig ontwikkelde kwabjes, waarvan het rechter schijnbaar grooter is dan het linker. Men bedenke echter dat het middelstuk voor een deel het linker zijstuk bedekt. De lisvormige bouw der Lobuli ansiformes is duidelijk te herkennen. Figuur 3, aan het hondencerebellum ontleend, biedt een geheel anderen toestand aan. Vergelijkt men deze Figuur met de voorafgaande, dan springen de verschillen direkt in het oog. Zoowel het onparige middelstuk als de zijstukken hebben hun voorkomen gewijzigd. Het eerste is nog wel gekromd, doch in plaats van het verwarde conglomeraat van windingen dat men bij het rund aantreft, vindt men bij den hond een eenvoudige S-vormige kromming, die zich zonder onderbreking voortzet in het gestrekt verloopend gedeelte van den Lobulus medianus posterior. Het schorsoppervlak van het homologe deel van het cerebellum is dus bij den hond absoluut kleiner dan bij het rund. En dat dit niet in causaal verband staat tot de geringer lichaamsdimensies, blijkt uit eene vergelijking met het cerebellum van het schaap. Want hier is de middelzone gekromd, onregelmatig en vele malen als bij het rund. De Lobuli ansiformes van den hond daarentegen, zijn in vergelijking tot die van rund (of schaap) zeer

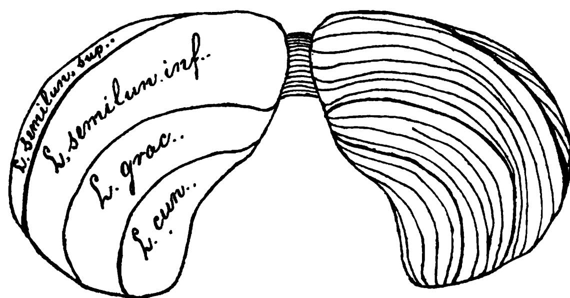
Fig. 3.



De Lobuli ansiformes en het bovenste derde deel van den Lobulus medianus posterior uit het cerebellum van den hond.

krachtig ontwikkeld, het aantal lamellen is veel aanzienlijker geworden. Deze liggen nu gerangschikt in een sierlijk gevormde tamelijk lang gerekte lus, waaraan men de twee beenen duidelijk kan onderscheiden, in het eene been loopt de as van deze lus van de mediaanlijn af, ik heb dit been als het „Crus primum" onderscheiden, in het tweede been loopt de as weder naar de mediaanlijn terug, dit been is „Crus secundum" benoemd. Het omkeerings- of reversiepunt ligt lateraal. Deze vermeerdering van het aantal lamellen gaat natuurlijk gepaard met een uitbreiding van het schorsoppervlak in de liskwab. Uit een vergelijking der betreffende onderdeelen van het cerebellum bij rund en hond blijkt dus dat er is te konstateeren een regressie in de mediane, een progressie in de beide laterale zonen. Bij den mensch (Figuur 4) is dit proces nog verder voortgeschreden. De mediane zone is hier niet eens meer gekronkeld, verloopt gestrekt en het schorsoppervlak hiervan is dus in vergelijking met het overeenkomstige deel van het cerebellum van den hond nog meer gereduceerd. In de Anthropotomie draagt dit deel den naam van Tuber vermis. De laterale zonen daarentegen zijn bij den mensch enorm krachtig ontwikkeld. En deze buitengewone expansie van de schors berust niet alleen op eene zeer sterke vermeerdering der lamellen, doch in niet geringe mate bovendien op de verlenging der lamellen — en dientegevolge van de geheele kwab — in transversale richting. De lisvorm is daardoor bij deze kwab bijkans niet meer te herkennen. Toch is dit bouwbeginsel, wanneer men eenmaal de aandacht daarop gevestigd heeft, nog aan elk menschelijk cerebellum te demonstreeren. De Lobulus ansiformis omvat hiervan de volgende onderdeelen der systematische Anthropotomie: Lobulus semilunaris superior, Lobulus semilunaris inferior, Lobulus gracilis en Lobulus cuneatius.

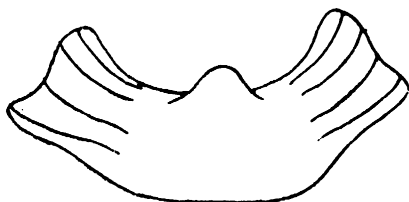
Fig. 4.



Lobuli ansiformes en bovenste derde deel van den Lobulus medianus posterior uit het cerebellum van den mensch.

Bij de drie tot nu toe besproken cerebella wordt dus de beteekenis van de middelzone allengs eene geringere en al geschiedt dit schijnbaar sprongsgewijze, men houde in 't oog dat ik uit mijn feitenmateriaal slechts de typen heb uitgekozen, de verbindende stadiën kan men zich zonder moeite hier tusschen ingelascht denken. Als vierde type eindelijk koos ik het cerebellum van de mol (Figuur 5). Hier is de reductie van de middelzone nog verder voortgeschreden, en vertoont een bouw zooals ik bij geen enkel ander dier aantrof. De geheele middelzone bestaat hier uit een platte breede mergplaat, die slechts door een uitermate dun schorslaagje is bekleed en wel zoo dun, dat aan het versche cerebellum van de mol, dit gedeelte als een wit, schijnbaar schorsloos gebied zich voordoet. Ik wees hierop reeds in mijne in de Neurologische en Psychiatrische Bladen verschenen verhandeling over den bouw van het zoogdiercerebellum en was destijds van meening dat dit verschijnsel in eenig verband zou kunnen staan met de blindheid van de mol. Ik ben sinds tot andere inzichten gekomen. De regressie der middelzone heeft dus bij de mol haar toppunt bereikt, de Lobuli ansiformes daarentegen zijn, de kleinheid van het geheele orgaan in aanmerking genomen, sterk ontwikkeld. Dat de Lobulus simplex bij dit dier bijkans geheel ontbreekt, heb ik reeds aangestipt, begrijpelijk is dit verschijnsel als men bedenkt dat hierin het coördinatiecentrum voor den hals zich bevindt. Resumeeren wij dus de resultaten van dit vergelijkend morphologisch overzicht, dan laat zich dit resultaat in 't kort hierin samenvatten; reductie der middelzone gepaard met expansie der zijzonen. Laten wij nu deze verschijnselen van hun physiologische zijde gaan bezien.

Fig. 5.



Lobuli ansiformes en bovenste derde deel van den Lobulus medianus posterior uit het cerebellum van de mol.

Wij hebben dus gezien dat er een relatie bestaat tusschen de morphologische verschijnselen in het middelstuk en die in de zijstukken, dàar een reductie, hier eene expansie van het schorsoppervlak. Deze gaan hand in hand. Dit is een feit van belang. Cerebella met krachtig ontwikkeld middencentrum en tevens

krachtig ontwikkelde zijcentra bestaan niet. Het is alsof de zijcentra in omvang — dat is dus physiologisch in beteekenis — winnen ten koste van het middencentrum. De evolutie der eerstgenoemden moet dus noodzakelijk met een involutie van het laatste verbonden zijn. Bij de bespreking der gecoördineerde bewegingen in de extremiteiten heb ik er nu op gewezen dat men hierbij wel van elkander moet scheiden twee beginselen: de coördinatie der bilateraal-synergische bewegingen en de coördinatie der unilaterale beweging. Bij de eerste komt het spierstelsel links en rechts van de mediaanlijn in aanmerking, de bilateraal-homologe spieren of spiergroepen werken samen en het kan niet anders of de harmonie dezer samenwerking komt tot stand onder den invloed van een enkel, onparig, beide lichaamshelften gelijkelijk beheerschend coördinatiecentrum. Dit centrum is het onparige, het in de middelzone gelegene. De unilaterale beweging vereischt natuurlijk twee centra, voor elke lichaamshelft een. Deze centra zijn die welke in de beide Lobuli ansiformes, de zijzonen, zich bevinden. Vergelijkt men nu de functioneele ontwikkeling der extremiteiten bij de zoogdieren, dan merkt men op dat er zoogdieren zijn waarbij het bilateraal synergisme der extremiteiten bij de voortbeweging in hoogen graad ontwikkeld is, de extremiteiten zijn in hooge mate afhankelijk van elkander, de dieren kunnen met een enkele extremiteit niet anders dan min of meer atactische bewegingen maken; daarnaast zijn er zoogdieren, bij wie elke extremiteit een veel grooter functioneele zelfstandigheid bezit, veel meer onafhankelijk van de andere is. Zulke dieren kunnen met een enkele extremiteit een bepaalde beweging harmonisch uitvoeren, zonder behulp der andere. Deze dynamische verschillen in de functioneele beteekenis der extremiteiten gaan gepaard met statische verschillen. Viervoeters, bij wie de bilaterale synergie bij de beweging op den voorgrond treedt, kunnen niet of slechts korte oogenblikken op drie pooten staan, sommige kunnen het zelfs in 't geheel niet. De voor het behouden van hun evenwicht noodzakelijke coördinatie van het geheele romp-extremiteit-spierstelsel is dus evenzeer zoo eng met het bilateraal synergisme der spieren verbonden, dat het bijkans een stabiel evenwichtssysteem met vier steunpunten geworden is. Geheel anders daarentegen is de toestand als de functioneele beteekenis der eenzijdige extremiteit stijgt,

daar dan toch ook tegelijkertijd het evenwicht veel meer labiel wordt en gemakkelijk het spierstelsel uit een coördinatietoestand met vier steunpunten, kan overgaan in een coördinatietoestand met drie of twee steunpunten. Is nu mijne zoo juist gegeven localiseering der drie coördinatiecentra juist, dan zal ik moeten aantoonen dat bij die vormen, waar de bilaterale synergie op den voorgrond treedt, ook het onparige, in de middelzone liggende centrum krachtiger ontwikkeld is, terwijl bij die, bij welke de unilaterale beweging hooger ontwikkelingstrap heeft bereikt, juist de beide laterale centra zich krachtiger, het middelcentrum zich minder moet hebben ontwikkeld.

In Figuur 2 zijn afgebeeld de Lobuli ansiformes en het deze verbindend middenstuk van het rund, als type van een cerebellum dat zich kenmerkt door krachtige ontwikkeling van het onparige centrum, geringe ontplooiing der beide zijdelingsche centra. Een overeenkomstigen bouw treft men aan bij het cerebellum van het paard en schaap; bij deze drie vormen heeft het middelcentrum ten opzichte der beide zijcentra een zeer groot schorsoppervlak. Gunstiger wordt de verhouding ten voordeele der beide zijcentra bij de hertachtigen en bij de giraffe, daar hier de middelzone nog wel windingen vertoont, doch deze niet meer zoo talrijk zijn als bij de eerstgenoemde vormen. Ook bij den tapir is dit het geval. Bij al deze vormen echter blijven de Lobuli ansiformes zeer achterlijk in hunne ontwikkeling, bestaan eenvoudig uit een complex zeer korte lamellen, die zelfs niet eens altijd in een lisvorm gerangschikt zijn. Ook de antilopen behooren tot deze groep.

Men bemerkt dat al de genoemde dieren behooren tot de groep der zoogenaamde hoefdieren, dat zijn dus zulke vormen bij wie het distale gedeelte der extremiteit ingevolge reductie anatomisch zeer weinig gedifferentieerd is. Bij de eenhoevigen (paard) is deze reductie het sterkst, daar hier slechts een enkele straal van het voetskelet is overgebleven; bij het rund en de hertachtige zijn slechts twee stralen, bij den tapir vier stralen ontwikkeld. Met de reductie van het skelet gaat van zelve een vereenvoudiging van het spierstelsel gepaard en zal dus ook de coördinatie van het spiersysteem in gelijken graad vereenvoudigd worden. En wanneer men nu opmerkt dat juist bij die dieren, bij wie het voetskelet met het bijbehoorend spierstelsel het meest gereduceerd is (de één- en

tweehoevigen), ook de Lobuli ansiformes hoogst rudimentair zijn, dan kan men hierin een eerste bewijs zien dat de boven gegeven localisatie van het coördinatiecentrum der extremiteiten in de Lobuli ansiformes juist is. Een andere vraag echter is het of nu ook die hoogst eenvoudige bouw der genoemde Lobuli bij het rund uitsluitend het gevolg is van de geringe differentiatie van het spierstelsel in het distale deel der extremiteiten. En als antwoord op deze vraag moet ik verwijzen naar hetgeen ik zooeven schreef over de functioneele beteekenis der enkelzijdige extremiteit. Deze toch is eene zeer geringe. Bij het loopen zijn steeds gelijktijdig twee extremiteiten in anteflexie, twee in retroflexie, de modus van het springen stemt overeen met den galop van het paard of het springen der antilopen, (alterneerend met de beide voorpooten en de beide achterpooten afstooten). Ik herinner mij slechts één omstandigheid waarin de koe een enkele extremiteit energisch anteflecteert tot het uitvoeren eener doelmatige beweging, n. l. bij het melken, en bij het verjagen van een vlieg van de huid aan de buik. Doch men mag met recht vragen of dit niet is een eenvoudige reflectorische beweging die buiten het cerebellum omgaat. Hetzelfde geldt voor het paard, ook hier is de functioneele beteekenis der eenzijdige extremiteit een zeer geringe. Zoowel bij het draven als bij het galoppeeren verkeeren steeds twee extremiteiten in dezelfde bewegingsphase en is dus steeds het spierstelsel van twee extremiteiten in identischen contractietoestand. En dit geldt wel voor alle genoemde hoefdieren. De geheele bewegingsvorm wordt hier door de bilaterale synergie beheerscht. En wanneer men nu weer ziet, dat juist bij die dieren waar dit het geval is, het onparige coördinatiecentrum in de middelzone, dat dus van uit het mediaanvlak gelijkelijk zich naar links en rechts uitbreidt, zeer sterk ontwikkeld is, dan mag men hierin weder een bewijs zien voor de juistheid der veronderstelling dat in dit onparige centrum gezien moet worden het coördinatiecentrum voor de bilaterale synergie der extremiteiten.

Ten opzichte van het eerste cerebellairtype, — in Fig. 2 geschetst, en dat men in 't algemeen als het type der Ungulaten kan aanduiden, — is het dus niet moeilijk om de relatie aan te toonen tusschen de functioneele ontwikkeling der extremiteiten en de anatomische differentiatie van het bewuste onderdeel van het

cerebellum. Een krachtig ontwikkeld middelcentrum met gering ontwikkelde zijcentra is het anatomisch kenmerk, waarmede zich als functioneel kenmerk verbinden laat hoog ontwikkelde bilaterale synergie der extremiteiten, bij een zeer beperkte mogelijkheid tot het uitvoeren van unilaterale samengestelde bewegingen. Gaarne geef ik toe, dat aan het vorenstaande op zich zelf zeker niet de waarde van afdoend bewijs voor de juistheid mijner localisatie toekomt, en ik zal daartoe dan ook de vergelijking tusschen extremiteitfunctie en cerebellairanatomie moeten voortzetten met de beschouwing der volgende typen.

Het tweede type is in Fig. 3 geschetst. Als morphologisch kenmerk van dit type geldt krachtige, soms zelfs zeer krachtige ontwikkeling der beide in de Lobuli ansiformes gelegene laterale centra, bij geringer ontwikkeling van het mediale. Bij vergelijking met het eerste type blijkt dat deze geringer ontwikkeling niet eene relatieve is, doch een absolute. Het deel van den Lobulus medianus posterior, waarin dit centrum gelegen is, vertoont nog wel een kromming of winding, doch steeds slechts een zeer eenvoudige S-vormige. Dit type is karakteristiek voor de meeste grootere en enkele kleinere Carnivoren (leeuw, kat, hond, tijger, zeehond, hyaena, ijsbeer) voorts treft men het aan bij de grootere halfapen (Lemuriden) de grootere Edentaten (Myrmecophaga) en zeer eigenaardig ook bij het zwijn. Bij de meeste kleinere Carnivoren en Edentaten is de S-vormige kromming van het middelstuk of niet of slechts nauwelijks te herkennen en daardoor bezit de middelzone met het daarin liggend centrum een geringer uitbreiding, doch de zijzonen hebben zich evenals bij de grootere representanten hunner orde krachtig ontwikkeld. Vergeleken met het eerste type zou men dit tweede type dus kunnen kenschetsen als vormen met een reductie van het onparige, expansie van het parige centrum. Is nu onze opvatting over de physiologische beteekenis der centra juist, dan moet dus bij deze dieren de bilaterale synergie der extremiteiten een veel geringer rol spelen in de statiek van het lichaam en bij het mechanisme der beweging en de enkelzijdige extremiteit in veel hooger graad tot het uitvoeren van gecompliceerde bewegingen in staat zijn dan bij de eerste groep. Met uitzondering van het zwijn behooren al de tot het tweede type behoorende bovengenoemde dieren tot de Unguiculaten, het terminale deel der extre-

miteiten bezit een meer ontwikkeld spierstelsel dan dat der eerste groep. Dit eischt van zelve een grooter uitbreiding van het de coördinatie van dit spiersysteem beheerschend centrum en dit mag wel een der redenen zijn waarom de beide laterale coördinatiecentra bij deze groep een grooter omvang bezitten. Doch daarnaast ziet men toch ook dat de functie der enkelzijdige extremiteit belangrijk gestegen is. Sprekend blijkt dit reeds bij de verschillende wijze van verweer der dieren. De kat slaat van zich af met één poot, het paard met twee. En dat ook de noodzakelijke bilaterale synergie bij deze geheele groep een veel geringer rol speelt, de beweging meer tot stand komt door een harmonische samenwerking van twee gescheiden coördinatiecentra, die zich zeer gemakkelijk aan gewijzigde evenwichtstoestanden kunnen aanpassen, blijkt o. a. uit het feit, dat een hond of kat b.v. zeer gemakkelijk op drie pooten loopen kan, terwijl wanneer een der dieren tot de eerste groep behoorend een poot breekt, het op de plaats neervalt en zelfs niet meer kan opstaan, laat staan loopen. Dit mag niet op rekening der meerdere lichaamsgrootte gesteld worden, een hond met gebroken poot loopt zijn meester achterna, doch een schaap met gebroken poot moet door den herder gedragen worden. Het coördinatiecentrum voor de voortbeweging, is bij deze dieren met het eerste cerebellair-type zoozeer op een bilaterale synergie van het spiersysteem ingericht, dat zelfs bij het gedeeltelijk buiten werking stellen van het spierstelsel aan één zijde, een nieuwe coördinatietoestand niet kan worden in 't leven geroepen.

De hooger ontwikkelde functie der eenzijdige extremiteit bij de tot de tweede groep behoorende dieren blijkt voorts daaruit, dat de voorpoot reeds ten deele tot grijporgaan is ontwikkeld en dat ook dientengevolge zeer vele der tot deze groep behoorende dieren in staat zijn in boomen te klauteren en op het zeer beperkte steunvlak dat een tak biedt zich in evenwicht te houden. Vooral dit laatste bewijst dat de coördinatiecentra van de beiderzijdsche extremiteiten in hooge mate onafhankelijk van elkander moeten zijn. Want beweegt een kat of halfaap of een beer zich in de boomen, dan zal terwijl b.v. de linker voorpoot de tak omklemt, de rechter worden uitgestoken tot het bereiken van een nieuw steunpunt.

De gegeven voorbeelden, die met vele te vermeerderen zouden

zijn mogen volstaan om de hooger functioneele ontwikkeling der enkelzijdige extremiteit bij de dieren met dit cerebellair-type te bewijzen. En dit verschijnsel maakt het ons begrijpelijk, waarom het bilaterale centrum, in de Lobuli ansiformes gelegen, zooveel krachtiger ontwikkeld is, waarom het middelcentrum zoozeer in zijn ontwikkeling is achteruitgegaan. En om de door mij gegeven voorstelling nog aannemelijker te maken wil ik tot steun daarvan verwijzen naar de cerebella van den bruinen beer en van den zeehond. Het cerebellum van beiden behoort tot het tweede type. Van beiden toch is de Lobulus ansiformis geheel volgens het grondtype gebouwd, n.l. als een lus. Het is nu zeker zeer merkwaardig dat de Lobuli ansiformes — dat zijn dus de bilaterale centra — bij den bruinen beer grooter zijn, dus meer schorsoppervlak hebben, dan bij eenigen anderen carnivoor, zelfs nog een secundaire kronkeling maken, terwijl het deze beide Lobuli verbindend tusschenstuk, — het deel dus waar het mediane, onparige centrum ligt — geen enkele kronkeling meer vertoont, slechts uit een kwabje bestaat, dat uit recht achter elkander liggende lamellen is opgebouwd. Wanneer men nu met dit anatomisch verschijnsel in verband brengt de groote gemakkelijkheid waarmede de bruine beer in boomen klimt en het feit dat een der meest geliefde posities van dit dier die is waarbij het op bilvlak en achterpooten zit en zoo de voorpooten vrij heeft om met zijn jongen te spelen, voorts in aanmerking neemt de groote „handigheid" waarmede de bruine beer op de achterpooten loopt, zelfs kan leeren dansen, dan heeft men ook hier weder een relatie tusschen de morphologie van het cerebellum en de functioneele ontwikkeling der extremiteit die geheel in het kader onzer opvattingen past. Hetzelfde geldt voor het cerebellum van den zeehond. Van al de vormen, bij wie de Lobuli ansiformes werkelijk duidelijk lisvormig gebouwd zijn, is mij behalve de bruine beer geen bekend, waar die kwabben, dat is dus het bilaterale coördinatiecentrum der extremiteiten, zoo krachtig ontwikkeld zijn als bij den gewonen zeehond, terwijl het onparige mediane centrum de gewone S-vormige kromming maakt. Begrijpelijk wordt ons dit weer, wanneer wij slechts bedenken welk een hoogen graad van zelfstandigheid van beweging elk der voorste extremiteiten van dit dier moet hebben bij het zwemmen en het duiken en dat hierbij niet alleen elke extremi-

teit in haar geheel een eigen beweging maakt, doch dat ook het tot een vinvormig orgaan vervormde terminale deel der extremiteit op zeer verschillende wijze wordt geplooid, gevouwen of gekromd, in verband waarmede men dan ook hierin een zeer hoog gedifferentieerd spierstelsel aantreft. Ook bij dit dier is dus de relatie tusschen het morphologische en het physiologische verschijnsel evident.

Wij komen nu tot het derde type, als paradigma waarvan ik het cerebellum van den mensch koos. Dit type kenmerkt zich door eene zoo geringe ontwikkeling van het mediane centrum dat men dit bijkans rudimentair zou kunnen noemen, wanneer men het vergelijkt met de uitermate krachtige expansie der bilaterale centra. Bij geen enkelen representant dezer groep komen windingen voor in dat deel van den Lobulus medianus posterior waarin het onparige mediane centrum is gelegen. (Slechts eenmaal vond ik hierop eene individueele uitzondering, waarover straks nader). Tot deze groep, die zich ook nog door andere kenmerken van de overige zoogdieren onderscheidt, behooren behalve de mensch, alle apen en voorts de olifant en de walvischachtigen. Het zal wel niet noodig zijn om bijzondere bewijzen aan te voeren dat althans de geheele groep der Primaten door geen enkele andere groep wordt overtroffen in functioneele ontwikkeling der extremiteiten en door het vermogen om met elke extremiteit geheel zonder medewerking van een der andere eene samengestelde beweging uit te voeren. Dat ook in dit ontwikkelingsverschijnsel een klimax is waar te nemen, die bij den mensch haar culminatiepunt vindt, behoeft evenzoo slechts pro memorie te worden gereleveerd. De bilaterale synergie verliest allengs in beteekenis en alleen bij de niet op de boomen doch op den bodem levende hondskopapen, die zoowel in den geheelen lichaamsbouw als in de wijze van locomotie nog het meest aan de gewone viervoeters herinneren, treedt deze bilaterale synergie meer op den voorgrond. Hoogst interessant schijnt dan ook een waarneming, gedaan aan het cerebellum van een volwassen mannelijken hondskopaap (Cynocephalus), waaraan ik inderdaad de duidelijke aanduiding aantrof van een haakvormige kromming in het gebied van het onparige coördinatiecentrum. Onder de meer dan honderd cerebella van apen, die ik bezit, was dit het eenige exemplaar dat deze eigenaardigheid vertoonde. Het

is dus als eene individueele variatie te beschouwen, doch eene van beteekenis, daar zij geheel passend in 't kader mijner opvattingen als bewijs voor de juistheid hiervan kan beschouwd worden.

Voor de Primaten is de samenhang der morphologische en physiologische verschijnselen in verband met het voorafgaande wel zonder meer duidelijk en wordt dit nog meer als men bemerkt, dat de expansie van de laterale centra, dus der Lobuli ansiformes bij de groote menschapen (Chimpanse, Orang, Gorilla) als het ware een sprongsgewijze progressie vertoont, terwijl men een nog grooter verschil waarneemt bij vergelijking van deze laatste cerebella met dat van den mensch. De buitengewone ontwikkeling der laterale centra en de reductie van het middencentrum blijkt, wanneer men nagaat het enorme aantal lamellen in de zijcentra, tegenover het zeer beperkte aantal in het mediane centrum. Het geheele voorkomen van het menschelijk cerebellum wordt door deze zeer krachtige ontwikkeling der zijcentra, der Lobuli ansiformes, beheerscht.

Ik heb er reeds meermalen op gewezen dat twee physiologische verschijnselen steeds hand in hand gaan, n.l. progressie in de functie der unilaterale extremiteiten en vergrooting der labiliteit van het evenwicht. Beide verschijnselen staan in 't nauwste verband met elkander. Het voordeel toch van een unilaterale differentiatie der functie zou voor het dier geheel verloren gaan, wanneer dit niet tevens in evenwicht kon blijven bij het gebruiken van een enkele extremiteit. Voor elke nieuwe evenwichtsstand wordt een wijziging in de coördinatie van het geheele spierstelsel vereischt. Hoe vrijer dus de beweging van een enkele extremiteit wordt, m. a. w. hoe minder het rusten op vier steunpunten een noodzakelijk vereischte is, des te grooter labiliteit verkrijgt het evenwicht, maar ook des te meer moet zich de coördinatie der spieren aan die verschillende evenwichtstoestanden kunnen aanpassen. Wij hebben hier dus twee verschijnselen die noodzakelijk in hun progressieve ontwikkeling parallel moeten gaan, een progressie van het coördineerend centrum voor zoover dit de unilaterale extremiteitfunctie betreft en progressie van het coördinatiecentrum voor zoover dit het evenwicht van het lichaam beheerscht. Ik heb in de anatomie van het cerebellum geen morphologische verschijnselen kunnen ontdekken die op eene gescheiden localisatie dezer beide centra wijzen zouden. Of zij bestaan, zou

ik niet durven beslissen, doch men houde in 't oog, dat wat ik in deze verhandeling geef, niet meer zijn dan morphologische aanwijzingen, waaraan de physioloog-experimentator eenig houvast heeft bij zijn experiment. De anatoom kan in deze materie niet meer doen dan het stellen van door de morphologie scherper belijnde vragen aan den physioloog. Aan dezen is het om te antwoorden. Doch keeren wij weer tot ons derde type van cerebella terug.

Behalve bij de Primaten wordt dit zelfde type ook aangetroffen bij den olifant en de walvischachtigen. Opzettelijk schakelde ik de laatstvoorafgaande opmerking te dier plaatse in, om den samenhang der physiologische en anatomische verschijnselen begrijpelijk te kunnen maken. Tot nu toe toch legde ik ter verklaring van de reductie van het middencentrum en de progressie der zijcentra voornamelijk het hoofdgewicht op de progressie in de functie der unilaterale extremiteit. Dit principe nu kan moeilijk meer toegepast worden ter verklaring van de morphologische verschijnselen bij den olifant.

Hier toch is het middencentrum zeker niet krachtiger ontwikkeld dan bij den mensch, terwijl de zijcentra zeer sterk ontwikkeld zijn en evenals bij den mensch of de apen in 't algemeen de Lobuli ansiformes hun lisvorm slechts zeer onvolkomen bewaard hebben. Dat nu deze enorme ontwikkeling der zijcentra bij den olifant niet alleen en uitsluitend aan de verhoogde functie der extremiteit moet worden toegeschreven wordt duidelijk, wanneer men slechts aan den plompen vorm denkt dier extremiteiten, als vier zuilen waarop het lichaam rust. Maar wat men bij den olifant, in tegenstelling met alle andere viervoeters, waarbij geen der extremiteiten tot grijporgaan vervormd is, opmerkt, is de zeer groote labiliteit van het evenwicht.

Zonder veel moeite leert de cornac het zwaargebouwde dier op drie of twee willekeurig gekozene pooten te staan, ja zelfs heb ik in 't circus een olifant op één enkelen poot zien staan. Men denke zich eens een olifant op twee pooten staande op een ton of een bal, ja dezen voortrollend, om zich een voorstelling te kunnen maken van den hoogen graad van ontwikkeling die de coördinatiecentra, voor zoover zij het evenwicht onderhouden, moeten bezitten. Men vergelijke hiermede eens na hoe lange dressuur eerst een paard, — een toch niet minder intelligent dier dan de olifant — in telgang gaan

kan en daarbij moet dan gewoonlijk nog de rythmus van de muziek, of wel manipulaties met teugel of rijzweep te hulp komen. Het circus is voor de studie der gecoördineerde bewegingen inderdaad een zeer goede leerschool. Dat men daar nimmer gedresseerde koeien, schapen of geiten ziet, verwondert mij na mijn morphologische studie van het cerebellum eigenlijk niet meer. Deze dieren toch, even als het paard tot het eerste cerebellairtype behoorend, hebben een zeer beperkte labiliteit van hun evenwicht, zij kunnen niet anders dan staan op vier pooten en loopen in den typischen draf- of galopgang. Hun coördinatiecentra zoowel wat hun evenwicht als hun unilaterale extremiteitfunctie betreft staan — men vergelijke het hiervoor gezegde — op een lagen trap van ontwikkeling. Zij zijn voor dressuur, die als noodzakelijke voorwaarde een grooter labiliteit van het lichaamsevenwicht stelt, ongeschikt. En dat men nu in het circus wel gedresseerde zwijnen en zeehonden aantreft, verwondert mij ook niet meer, wanneer ik bedenk dat het cerebellum van deze dieren, evenals dat van hond, kat, leeuw enz. tot het tweede type behoort.

De zeer sterke ontwikkeling der Lobuli ansiformes bij den olifant is dus niet het direkte gevolg van een verhoogde unilaterale functie der extremiteit, doch staat in verband met de grooter labiliteit van het evenwicht.

Ook de zoo krachtige ontwikkeling van de Lobuli ansiformes der walvischachtige zoogdieren, gepaard aan de verregaande reductie van het middencentrum, is alleszins begrijpelijk, wanneer men aan het zeer onstandvastig evenwicht dezer dieren denkt. Zoowel bij drijven als bij zwemmen is dit evenwicht in hoogen graad labiel, het gewicht van het dier schommelt als het ware voortdurend om zijn zwaartelijn en steeds zullen nu daarbij de voorste extremiteiten elk voor zich en geheel onafhankelijk van elkander moeten ageeren, om het dier in evenwicht te houden. Bilaterale synergie, in den zin van het uitvoeren van bilateraal-homologe bewegingen der extremiteiten, is hierbij denkbaar, doch zal toch een zeer ondergeschikte rol spelen.

Ten slotte komen wij tot de bespreking van het vierde type, n. l. het cerebellum van de mol. Dit kenmerkte zich door een zoo ver gaande reductie van het middelcentrum, dat op de plaats waar dit gelegen is slechts een eenvoudige mergplaat aanwezig is,

die eerst bij nauwkeurig onderzoek door een dun schorslaagje blijkt bedekt te zijn. De beide Lobuli ansiformes daarentegen zijn aan dit overigens zeer kleine cerebellum flink ontwikkeld. Het komt mij voor dat de morphologische verschijnselen, waaronder de bijkans volkomen reductie van het middencentrum wel het voornaamste is, bij dit dier op natuurlijke wijze toegelicht worden door de hooge functioneele ontwikkeling der voorste extremiteiten als graaforganen. Het synergisme èn tusschen beide voorste extremiteiten èn tusschen deze en de achterste kan bij dit diertje geen groote beteekenis hebben, daar toch evengoed als bij de ontwikkeling der extremiteit tot grijporgaan, ook bij het graven de functie niet alleen hoog ontwikkeld is, doch ook elke extremiteit volkomen onafhankelijk van de andere moet ageeren. Vandaar het verdwijnen van het onparige, de bilaterale synergie beheerschend coördinatiecentrum.

Ik heb in het vorenstaande, aan de hand van vier typen, naar ik vertrouw voldoende bewijzen aangevoerd voor de juistheid mijner stelling, dat er eene relatie bestaat tusschen de functioneele ontwikkeling der extremiteit en de anatomie van een bepaald onderdeel van het cerebellum. Ik ben er mij volkomen van bewust dat hiermede deze materie volstrekt niet uitgeput is. Ik ben een eindweegs ingedrongen in dit probleem, maar heb de overtuiging, dat van het punt waar ik sta, tot aan de definitieve solutie, nog een zeer lange weg is. Daar zijn zwakheden in het systeem voor zoover dit tot nu toe door mij ontvouwd is, zwakheden van physiologischen en van morphologischen aard. Allereerst toch staat men voor het feit, dat men over het physiologische begrip coördinatie wel een opvatting kan hebben, doch niet in staat is om er een verklaring van te geven. Men kan een toelichting geven en zeggen, bij een samengestelde beweging contraheeren een groot aantal spieren, doch niet alle contraheeren maximaal, voor elke beweging verkrijgt elke spier zijn eigen graad van contractie en deze graad van contractie is het die gereguleerd wordt door het cerebellum. Toegegeven, doch hoe geschiedt deze regulatie? Passeert eerst de van de groote hersenen uitgaande impuls voor de beweging het cerebellum, en wordt op dit tusschenstation op die impuls ordenend en reguleerend ingewerkt? Of wel, heeft de coördinatie het karakter van een reflex, met een in het cerebellum liggend reversie-

punt, in dien zin dat langs ascendeerende banen van spieren en gewrichtskapsels uit de contractie of spanningsgraad aan het cerebellum wordt kenbaar gemaakt en dit nu langs descendeerende banen, al naar gelang der gewilde beweging, hier een tonus verhoogt, daar een vermindert? Deze opvatting komt zeker wel het meest overeen met de experimenten van LUCIANI die toch, zooals in 't begin dezer verhandeling is uiteengezet, een sthenische en tonische invloed van het cerebellum op de contractiele massa heeft aangetoond.

Een tweede zwak punt is van morphologischen aard. Er is toch bij de geheele uiteenzetting zelfs geen woord gerept over den Nucleus dentatus, deze vooral bij de Primaten zich zoo krachtig ontwikkelende cerebellairkern, die in de physiologie van de kleine hersenen zeker een groote rol speelt. Welke is deze? Men kan hierbij denken dat deze cerebellaire kern ten opzichte van de schors van het cerebellum misschien een rol speelt als de kernen in de Thalami optici ten opzichte van de schors van het cerebrum. Zooals hier toch gaan ook van uit den Nucleus dentatus vezels, die wel vice-versa zullen geleiden in de richting van de cerebellairschors. Doch vermoedelijk wel niet naar alle deelen van de schors. Want het is zeer opmerkelijk dat deze kern bij bijkans alle zoogdieren zeer onaanzienlijk is, om eerst bij de Primaten den typischen gekronkelden vorm aan te nemen en zich krachtiger ontwikkelt naar gelang de Lobuli ansiformes in omvang toenemen. Het grootst is zij bij den mensch. Vooral uit sagittaalsneden van apencerebella is het mij nu gebleken dat deze kern topographisch tot den Lobus posterior cerebelli en wel meer in 't bijzonder tot den Lobulus ansiformis behoort en het vermoeden ligt dus voor de hand, dat de zoo krachtige ontwikkeling van deze kern bij de Primaten in causaal verband staat met de aanzienlijke schorsexpansie van dezen Lobulus. Is dit zoo dan zal dus elke toelichting tot de morphologische evolutie van het cerebellum, als de zetel der coördinatiecentra, onvolledig zijn, zoolang daarbij met den Nucleus dentatus geen rekening gehouden is. En hierdoor heb ik vanzelf reeds een oordeel geveld over de volledigheid van mijn eigen, boven uitgewerkt systeem.

En dit onvermogen tot toelichting der morphologische verschijnselen doet zich nog meer gevoelen, bij het nog ter bespreking resteerend deel van het cerebellum. Werpt men toch een blik op Figuur 1

dan blijkt dat een niet onbelangrijk onderdeel van het cerebellum nog niet in het voorgaande ter sprake is gebracht, van den Lobus posterior toch zijn nog slechts de Lobulus simplex, de Lobuli ansiformes en het tusschen deze beide inliggend deel van den Lobulus medianus posterior behandeld. Er rest dus nog het onderzoek naar de beteekenis van het overige deel van den Lobulus medianus posterior, van de Lobuli paramediani en der Formatio vermicularis.

Ongelukkigerwijze kan ik nu van dit geheele gebied niet meer zeggen dan telkens een „ik vermoed", en wel op meer of minder goede gronden, zonder echter dat ik voor mijzelf de vaste overtuiging heb dat dit nu ook zoo is. Dit zal uit het volgende blijken. Van de bovengenoemde drie gebieden: Formatio vermicularis, Lobulus paramedianus en Lobulus medianus posterior (na aftrek van het bovenste deel) onderscheiden zich de beide laatstgenoemden door hun standvastig voorkomen en hun geringe variabiliteit. Nu zal men dus wel kunnen zeggen, dat wanneer ook deze deelen van het cerebellum tot coördinatie dienen, dat dan hier dus gelegen zijn coördinatiecentra van een onderdeel van het spierstelsel dat bij alle zoogdieren voorkomt en weinig of geen functioneele evolutie vertoonen zal. Het ligt eenigzins voor de hand om daarbij te denken aan de rompspieren, dat zijn dus zoowel de intercostaal- als de buikspieren. Het is mogelijk dat dit juist is, doch ik kan geen enkel positief feit aanvoeren dat deze opvatting steun geeft. Slechts twee overwegingen kan ik hier mededeelen die voor zulk eene opvatting zouden pleiten. De eerste is deze dat in het tot nu toe besproken gebied van het cerebellum het coördinatiecentrum dezer afdeeling van het spierstelsel niet lag en men dit dus noodzakelijk in het nog resteerend deel van het cerebellum zoeken moet, terwijl men dit centrum niet kan zoeken in de Formatio vermicularis, daar deze bij sommige dieren bijkans geheel verdwenen is, wat zich niet laat rijmen met de konstantie van dit spiersysteem bij alle zoogdieren. Aan zulk een redeneering komt echter niet meer bewijskracht toe dan aan elk ander bewijs per exclusionem. De tweede overweging is deze dat èn de beide Lobuli paramediani èn het tusschen deze liggende en deze beide verbindende deel van den Lobulus medianus posterior niet varieeren, noch in progressieven, noch in regressieven zin, een verschijnsel

dat haar pendant vindt in het feit dat ook geen functioneele ontwikkeling in de borst- en buikmuskulatuur der zoogdieren te konstateeren is. Echter deze beide overwegingen leveren slechts wat in de rechtspraak geldt als zoogenaamd „begin van bewijs", alleenstaand is het niet bewijskrachtig genoeg, doch het kan dienen om een anderen bewijsgrond te versterken. Tot mijn spijt echter beschik ik over zulk een anderen bewijsgrond niet. Slechts dit moet ik nog opmerken, dat de beide Lobuli paramediani onderling verbonden worden door wat ik kortheidshalve heb aangeduid als het middelste derde gedeelte van den Lobulus medianus posterior. Dit middelste deel vormt met de Lobuli paramediani een anatomisch geheel, zooals het bovenste deel met de Lobuli ansiformes. Zoekt men nu in dit gebied het coördinatiecentrum van de rompmuskulatuur, dan strekt dit zich dus uit èn in de beide Lobuli paramediani èn in het middelste deel van den Lobulus medianus posterior. Maar daardoor wordt de toestand in zekeren zin gecompliceerd. Want dan doet zich de vraag voor welke beteekenis heeft dan het onderste deel van den Lobulus medianus posterior? Op deze vraag moet ik ten eenenmale het antwoord schuldig blijven. Maar toch heeft het stellen dezer vraag op zich zelf reeds beteekenis, omdat daardoor de opmerkzaamheid gevestigd wordt op de eigenaardige geïsoleerde positie die dit deel van het cerebellum in het geheele systeem inneemt. Want men heeft hier te doen met een deel van den Lobulus medianus posterior, dat niet geflankeerd wordt door zijstukken. Oppervlakkig beschouwd zou men volgenderwijze kunnen redeneeren: het bovenste derde van den Lobulus medianus posterior maakt anatomisch één geheel uit met de Lobuli ansiformes, het middelste derde met de Lobuli paramediani, vermoedelijk zal dus het onderste derde een anatomisch geheel vormen met de beide Formationes vermiculares, en het beginsel van driedeeling, dat men in de beide Lobuli posteriores laterales opmerken kan, geldt ook van den Lobulus medianus posterior. Deze redeneering is eenvoudig, wordt daardoor misschien waarschijnlijk en is toch onjuist. Er bestaat n.l. geen anatomisch verband tusschen het onderste derde deel van den Lobulus medianus posterior en de beide Formationes vermiculares. Het eerstgenoemde kwabje is anatomisch volkomen geisoleerd en vormt een geheel zelfstandig onderdeel van het cerebellum. Dit

blijkt reeds uit de genese, want dikwijls nog vóórdat de Sulcus primarius verschijnt, is reeds de groeve zichtbaar die het onderste derde deel van den Lobulus medianus posterior scheidt van het middelste derde en deze groeve gedraagt zich anders dan de overige. Want in plaats van zich transversaal uit te breiden en zich in het gebied van de zijstukken van het cerebellum voort te zetten, buigt zij kaudaalwaarts om en groeit in de richting van den kaudalen rand van het cerebellum, bereikt dezen en grenst op deze wijze naar boven en zijwaarts het bewuste kwabje van het overige deel van het cerebellum af. Reeds zeer vroeg erlangt dus dit kwabje zijn zoo geïsoleerde positie in het cerebellum, het heeft nimmer één geheel uitgemaakt met de uit de zijstukken van de cerebellairplaat ontstaande Formationes vermiculares. En dat het ook functioneel niet met deze deelen van het cerebellum verwant is blijkt daaruit, dat niettegenstaande de zoo uitgebreide variabiliteit in de ontwikkeling van de beide Formationes, die zelfs tot een bijkans volkomen reductie gaan kan, dit kwabje van den Lobulus medianus posterior geen variatie vertoont. 't Wordt grooter als het cerebellum grooter wordt, het neemt in omvang af in gelijke verhouding met dit laatste. Welke is dus de beteekenis van dit kwabje? Is het een coördinatiecentrum? Maar dan voor welke spiergroep en wat beteekent die scherpe anatomische afgrenzing? Of wel zullen wij de beteekenis van de physiologie van het cerebellum ruimer moeten opvatten en het naast de coördineerende werking nog andere functies moeten toekennen, waarbij ons onwillekeurig de reeds meermalen geopperde betrekking van het cerebellum tot de geslachtsfunctie voor oogen zweeft?

Ten slotte eenige opmerkingen over de beide Formationes vermiculares. Ook hierin is voor mij zelf veel duister gebleven. Eene vergelijking toch der vele cerebella, die ik onderzocht, leert dat de Formatio vermicularis het meest variabele onderdeel van het cerebellum is. Deze variabiliteit betreft niet alleen den ontwikkelingsgraad, doch evenzoo den vorm van deze steeds zeer onregelmatig gevormde kwab. Deze groote variabiliteit biedt zeker het voordeel dat men nu een basis voor vergelijking heeft. Uitgaande van het vermoeden dat ook in de Formatio vermicularis het coördinatiecentrum voor een deel der muskulatuur gelegen is, heeft men toch reeds in deze variabiliteit een aanwijzing in die richting, dat het

moet beheerschen een deel van het spierstelsel dat bij de verschillende zoogdieren bijzonder sterk in ontwikkeling varieert. Plaats ik nu naast elkander de twee uiterste groepen, nl. die waarin de Formatio vermicularis het krachtigst en die waarin zij het geringst ontwikkeld is, dan moet ik in de eerste groep plaatsen de Cetaceen (bruinvisch, dolfijn) en in de tweede groep den mensch met de menschapen en den olifant. Het verschil in ontwikkelingsgraad der Formatio vermicularis bij beide groepen blijkt hieruit dat bij de Cetaceen dit onderdeel bijna de helft van het geheele cerebellum vormt, terwijl zoowel bij den mensch en zijn verwanten als bij den olifant daarentegen slechts een rudimentair kwabje overgebleven is (de zoogenaamde Flocculus en Paraflocculus der Anthropotomie). De eigenaardige combinatie in de tweede groep opent nu wel eenig gezichtspunt. Want inderdaad bestaat er in de differentiatie van een onderdeel van het spiersysteem, bij marine zoogdieren aan de eene en bij den mensch c.s. en olifant aan de andere zijde een zeer in 't oog loopend verschil, en wel voor wat betreft de staartspieren. Bij de Cetaceen, is de staart het propulsieorgaan bij uitnemendheid, met een krachtig ontwikkeld en zeer gedifferentieerd spierstelsel. Bij den olifant daarentegen is de staart tot een onbeteekenende functielooze appendix geworden met een hoogst rudimentair spiersysteem, en bij den mensch en de menschapen is hij als afzonderlijk onderdeel van het lichaam niet eens meer te herkennen, het skelet is in den romp opgenomen, het spiersysteem nog slechts in hoogst rudimentairen toestand aanwezig. Beschouwt men dus de twee uiterste groepen, dan treft men een paralellisme aan tusschen cerebellair-morphologie en spierdifferentiatie, een samengaan van anatomische en functioneele verschijnselen, zoo duidelijk als men dit maar wenschen kan. Waar de staart verdwenen is verdwijnt de Formatio vermicularis, waar de staart de hooge functioneele beteekenis als voortbewegingsorgaan verkregen heeft, is de Formatio vermicularis het krachtigst ontwikkeld. Deze vergelijking geeft dus aanleiding om in de Formatio vermicularis het coördinatiecentrum te zien voor de staartspieren. Nu zijn er inderdaad andere verschijnselen die deze opvatting steun geven.

Vestigen wij onze aandacht op de apen, dan vindt men hieronder vormen waar de staart een groote rol speelt en daarnaast

staartlooze apen. En nu is het zeker zeer merkwaardig dat de Formatio vermicularis bij de apen in ontwikkelingsgraad varieert en dat deze variabiliteit in verband schijnt te staan met den ontwikkelingsgraad van den staart. De krachtigst ontwikkelde Formatio vermicularis onder de apencerebella die ik onderzocht, vond ik aan de kleine hersenen van Ateles, tot de bekende familie der grijpstaartapen behoorend, een vorm dus waar dit orgaan een hooge functioneele beteekenis heeft. Men kan nu de geleidelijke reductie der Formatio vermicularis in de familie der apen gemakkelijk vervolgen. Vooral bij de apen der oude wereld is het zeer evident dat de reductie daarvan parallel gaat met de geringe functioneele beteekenis van den staart. Bij de meerkatten (Cercopitheciden) en de slankapen (Semnopitheciden) is de staart lang, doch wordt niet zooals bij de tot de Nieuwe wereld behoorende grijpstaartapen, tot omklemming van takken of zelfs zooals daar tot tastorgaan gebezigd. De Formatio vermicularis is bij deze soorten onderling gelijk, doch lang niet zoo sterk als bij Ateles ontwikkeld. Bij de hondskopapen (Cynocephaliden) is de staart steeds veel korter, ja soms zelfs geheel afwezig, en de Formatio vermicularis is bij deze groep weder meer gereduceerd. In het bijzonder is hier de bij de descriptie van het cerebellum afzonderlijk genoemde Lobulus petrosus zeer in ontwikkeling achtergebleven, ja ik heb zelfs cerebella van Cynocephaliden waar deze Lobulus geheel afwezig is. Eindelijk sluiten zich hieraan de geheel staartlooze Anthropoïden, bij wie de zooeven genoemde Lobulus petrosus steeds geheel ontbreekt en die eene Formatio vermicularis bezitten (althans voor wat betreft de Gibbon, Orang en Chimpanzee; Gorilla kon ik niet onderzoeken), welke slechts weinig meer ontwikkeld is dan die van den mensch.

De verschijnselen dus die wij bij de apen waarnemen bevestigen het vermoeden dat gewekt werd door de vergelijking van welke wij uitgingen, dat er eene relatie bestaat tusschen de functioneele ontwikkeling van den staart met zijn spiersysteem en de anatomische ontwikkeling der Formatio vermicularis. En tegenover de tot nu toe te berde gebrachte feiten kan men bijkans het bestaan van eenige relatie niet meer ontkennen.

En toch, zooals ik reeds schreef is mij in deze quaestie niet alles helder. Waarom b.v. is de Formatio vermicularis bij de Kangoeroeachtigen zoo gering ontwikkeld? Bij deze dieren toch is de lange

staart een steunapparaat geworden, bovendien is deze zeer muskuleus. Nu is het wel waar dat een kangoeroe met zijn staart weinig bewegingen maakt. Het is mij niet gebleken dat het dier, zelfs al loopt het op vier pooten, zijn staart links of rechts beweegt; gaat hij op zijn vier extremiteiten dan sleept de staart over den bodem achter het lichaam aan, en staat het op beide achterpooten dan dient de staart als derde steunpunt en contractie van het spierstelsel kan de kracht waarmede het zich van den bodem afstoot vermeerderen. De functie is dus zeker een zeer beperkte, er is weinig verscheidenheid in de samengestelde bewegingsvormen. Misschien verklaart dit de geringe ontwikkeling der Formatio vermicularis.

Aan de andere zijde zou men b. v. bij den bever, die, zooals bekend is, met behulp van zijn staart zijn nest bepleistert, een opvallend krachtige ontwikkeling der Formatio vermicularis verwachten. Zelf was ik niet in de gelegenheid zulk een cerebellum te onderzoeken, doch uit de afbeelding die Tiedemann er van geeft, blijkt wel dat hier een flink ontwikkelde Formatio vermicularis bestaat, doch niet een die zich door hare bijzondere grootte kenmerkt. En daarnaast vind ik dat b. v. de hertachtigen, die zich door een wel zeer bewegelijken, doch zeer korten staart kenmerken, een wel eenvoudig gebouwde doch goed ontwikkelde Formatio vermicularis bezitten. Bij de koe en vooral bij het paard is dit onderdeel van het cerebellum zeer krachtig ontwikkeld. Nu kan men hierbij wel weer opmerken dat èn de koe èn het paard een wel niet zeer musculeuze staart bezitten, maar toch een met een zeer hoog ontwikkeld coördinatiesysteem en localisatievermogen, daar zij met groote behendigheid de juiste plaats van flanken of rug weten te treffen van waar een vlieg verjaagd moet worden.

Toch ben ik met deze beschouwingen niet volkomen tevreden, zij zijn mij niet pakkend genoeg, zij vestigen bij mij niet den indruk dat het zoo- en niet anders zijn kan. Ik wil daarmede niet zeggen dat in de Formatio vermicularis het coördinatiecentrum voor de staartbewegingen niet is gelegen, de hiervoor bij het begin der bespreking van dit cerebellairdeel medegedeelde feiten spreken daarvoor te duidelijk, doch de relatie tusschen periphere functioneele ontwikkeling en centrale morphologische differentiatie is mij bij onderlinge vergelijking der verschillende vormen niet zoo duide-

lijk als dit voor andere onderdeelen van het cerebellum het geval is.

En hiermede wensch ik deze verhandeling te besluiten. Het doel, waarmede ik deze schreef, was voornamelijk om den physioloog-experimentator eene op rationeele gronden berustende handleiding te geven waarnaar hij zich bij zijn experiment richten kan en hem een leidende gedachte te verschaffen, die hem in staat stelt het doel van het experiment dat hij uitvoeren zal, precieser voor oogen te stellen, zijn vraag scherper te belijnen. En dit is toch voor het experimenteeren op het cerebellum een eerste eisch. Want wanneer ik zooeven en niet zonder opzet sprak van een op *rationeele* gronden berustende handleiding, dan ligt hierin reeds eenigzins een critiek over het wezen der tot nu toe gevolgde experimenteermethode. Deze toch was irrationeel, niet door een tekortkoming van den physioloog-experimentator, doch tengevolge van onvoldoende morphologische kennis. Het is zeker voor een groot deel hieraan te wijten, dat eigenlijk na het eerste serieuse onderzoek over de physiologie van het cerebellum, n. l. dat van FLOURENS in 1825, geen principieele nieuwe gezichtspunten zijn geopend met uitzondering van die welke zich in LUCIANI's arbeid bevinden en die, zooals in den aanhef dezes gezegd is, meer betrekking hebben op den invloed van het cerebellum op het spierstelsel als contractiele massa, dan op de spieren als elementen van het locomotieapparaat. FLOURENS reeds zag in het cerebellum het centrale apparaat dat onze bewegingen reguleert en wat latere onderzoekers van FLOURENS en van elkander onderscheidde, het waren geen nieuwe positieve gezichtspunten of wel geen tegenspraak die de cardo quaestionis raakte, doch men zag verschillen in de wijze waarop, na laesies van het cerebellum, de bewegingen van de normalen afweken. Zag b. v. de eene experimentator na laesie van het cerebellum het proefdier naar links, een ander zag het naar rechts buitelen, terwijl toch schijnbaar hetzelfde deel van het cerebellum weggenomen was. Voor die tegenspraak in het effect van het experiment zijn twee gronden aan te voeren. De eerste grond is het experimenteeren op verschillende dieren. En wat, naar ik vertrouw, voldoende uit mijne verhandeling gebleken is, is dit, dat het resultaat van een volkomen gelijk experiment, bij het eene dier een geheel ander effect moet hebben dan bij het andere. Het wegnemen van, om in de oude terminologie

te spreken — een hemispheer bij een hond is geheel iets anders dan het technisch overeenkomstige bij een konijn. En in nog hooger graad geldt dit voor het wègnemen van een zoogenaamden worm. Dit is wel een der hoofdgronden voor het verschil in het effect. De oorzaak van het overeenkomstige in de resultaten is, hoe vreemd dit ook moge klinken — te zoeken in de irrationeele wijze van experimenteeren.

Wanneer men het morphologisch karakter der tot nu toe uitgevoerde experimenten vergelijkt met de hiervoor gegevene morphologie van het zoogdiercerebellum, dan staat dit gelijk alsof iemand de structuur en daardoor de werking van een zeer samengesteld horloge met secondewijzer en slagwerk zou willen leeren kennen, niet door systematisch de verschillende radertjes weg te nemen, doch door van verschillende zulke objecten nu eens hier dan daar een reep af te snijden. 't Effect is dan altijd hetzelfde, het geheele raderwerk staat stil, wat in het physiologisch begrip overgezet zooveel zegt als: de coördinatie van het geheele spierstelsel is gestoord. Was hij echter op rationeele wijze te werk gegaan, dan had hij eerst de radertjes voor het slagwerk kunnen wegnemen, en het overige deel van het horloge zou zijn functie nog ongestoord kunnen blijven vervullen, daarna had hij de radertjes voor de secondewijzer kunnen wegnemen en zoo vervolgens. Uit deze toelichting blijkt wat ik zoo even bedoelde, toen ik er op wees voor het vergelijkend morphologisch onderzoek den experimentator een rationeele basis gegeven te hebben voor zijn onderzoek.

Doch voor de tegenspraak in het effect der vele uitgevoerde proeven is nog een tweede grond aan te voeren. Men nam daarbij n.l. nu eens een grooter dan weer kleiner deel van den mergkern mede. De functie van het cerebellum is gebonden aan —, de verschillende componenten dier functie zijn gelocaliseerd in — de schors van het cerebellum. Zoodra men een gedeelte van het cerebellum wegneemt en daarbij doordringt min of meer diep in de mergkern, ja tot op de pedunculi, dan is elke conclusie aan dit experiment verbonden waardeloos, omdat men niet weet welke morphologische stoornis daarbij is aangebracht. In de mergkern toch van een hemispheer dringen primo de vezels van de homolaterale schors samen, doch evenzoo een zeker niet onaanzienlijk deel hetero-laterale vezels. Neem ik een hemispheer weg, of zelfs maar een stuk, dan laedeer

ik tevens de functie van de andere hemispheer in een niet te benaderen graad. In deze overweging ligt voor mij een algemeen bezwaar tegen de waarde der excisieproeven. Wil men de functie van het cerebellum leeren kennen, dan ga men in zijn experiment niet verder dan de schors, men prikkele, of misschien men cauteriseere, of wel wat ook misschien te beproeven zou zijn men stelle bepaalde deelen van de schors met een penseel korten tijd bloot aan de inwerking van een zuur of van kali. Op deze wijze heeft men zeker meer waarborg dat de mergkern intact blijft en men krijgt bovendien geen nevenverschijnselen door druk van een bloedextravasaat.

Onlangs was ik in de gelegenheid om de vervaardiging van een polychrome plaat van het begin tot het einde te volgen. Zes verschillende cliché's waren hiertoe noodig. Bij den eersten druk zag men niets dan schijnbaar vormlooze, onsamenhangende, gelijkgetinte vlekken. Na het bedrukken met den tweeden steen waren reeds drie tinten aangegeven, maar van samenhangende contouren, van een beeld was nog niets te onderscheiden. Doch met elke verdere steen werd het geheel kleurrijker en het beeld, eerst vaag omlijnd, kwam allengs duidelijker te voorschijn. Eerst met den zesden steen was het beeld voltooid, maar toen was het aandeel dat elke steen in het tot stand komen van dit werk gehad had, niet meer te herkennen. Ik dacht, zoo wordt ook onze wetenschap opgebouwd. Want deze is toch ten slotte niets anders dan een beeld, dat wij van de werkelijkheid ons vormen. 't Begint met vage voorstellingen, doch elke latere onderzoeker drukt zijn empreinte op het reeds bestaande nog onvoltooide beeld, daardoor hier een contour verscherpend, daar een nieuwe tint aanbrengend. Op deze wijze ontstaat een beeld dat allengs in volkomener mate de werkelijkheid nadert. En zoo heeft men ook den inhoud dezer verhandeling te beschouwen. Het is geen beeld dat ontworpen is, het is een nieuwe empreinte die gedrukt wordt op het reeds bestaande. Moge het mij gelukt zijn daardoor hier en daar een grens scherper te hebben doen te voorschijn treden.

Amsterdam, November 1903.

